

**Das Nischenkonzept und seine Bedeutung für die
Erklärung regionaler Verbreitungsmuster
am Beispiel
dreier Glossosomatidenarten
(Trichoptera, Glossosomatidae)**

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Folker Fischer
aus Kusel

Marburg/Lahn 2003

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg
als Dissertation am 19. November 2003 angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. H.W. Bohle
Zweitgutachter: Prof. Dr. P. Zwick

Tag der mündlichen Prüfung: 04. Dezember 2003

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	6
2	Charakterisierung des Untersuchungsgebietes und der Untersuchungsgewässer	10
2.1	Das Untersuchungsgebiet	10
2.1.1	Die Lage des Untersuchungsgebietes	11
2.1.2	Naturräumliche Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	11
2.1.3	Geologische, hydrogeologische und hydrographische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	11
2.1.3.1	Der Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges	11
2.1.3.2	Der Burgwald und die osthessische Platte	12
2.1.3.3	Der Vogelsberg	12
2.1.3.4	Die Hessische Senke	12
2.2	Die Untersuchungsgewässer	13
2.2.1	Lage der Untersuchungsgewässer	13
2.2.2	Der Grubenbach	14
2.2.3	Der Albach	15
2.2.4	Der Quellbach bei Rauschholzhausen	16
3	Charakterisierung der Arten	18
3.1	Systematische Stellung	18
3.2	Verbreitung der Arten	19
3.2.1	Das Verbreitungsareal	19
3.2.2	Längszonale Verteilung	19
3.2.3	Weitere Ansprüche an den Lebensraum	20
3.2.4	Angaben zur Besiedlungsdichte der Arten	21
3.3	Morphologische Charakterisierung der Entwicklungsstadien mit Angaben zur Bestimmbarkeit	21
3.3.1	Die Imagines	21
3.3.2	Die Gelege	22
3.3.3	Die Larven	22
3.3.4	Die Puppen	23
3.4	Biologische und ökologische Charakterisierung der Entwicklungsstadien der Arten	23
3.4.1	Die Imagines	23
3.4.1.1	Schlupfphänologie der Arten	23
3.4.1.2	Das Schlupfverhalten	24
3.4.1.3	Das Paarungsverhalten	24
3.4.1.4	Das Eiablageverhalten	25
3.4.2	Die Gelege	25
3.4.3	Die Puppen	25
3.4.4	Die Larven	26
3.4.4.1	Die Anzahl der Larvenstadien	26
3.4.4.2	Bau und Hydrodynamik der Larvengehäuse	26
3.4.4.3	Ernährungsweise	26
4	Teil I: Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten	28
4.1	Einleitung	28
4.2	Material und Methoden	28
4.2.1	Die Auswahl des Untersuchungsgebietes	28
4.2.2	Die Auswahl der Untersuchungsgewässer	29
4.2.3	Die Auswahl der Untersuchungsstellen	29

4.2.4	Die Festlegung des Untersuchungszeitraumes	29
4.2.5	Die Charakterisierung des Abflussverhaltens	29
4.2.6	Die Charakterisierung der Untersuchungsgewässer	30
4.2.7	Anmerkungen zur statistischen Auswertung	33
4.3	Ergebnisse.....	33
4.3.1	Die regionale Verbreitung der Arten	33
4.3.2	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Geologie	37
4.3.3	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Höhenlage	38
4.3.4	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Vegetation	40
4.3.5	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerbreite und Tiefe	41
4.3.6	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Substratzusammensetzung	44
4.3.7	Die Charakterisierung des sommerlichen Abflussverhaltens	46
4.3.8	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Austrocknung der Gewässer	48
4.3.9	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit	51
4.3.10	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Luft- und Wassertemperatur	52
4.3.11	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerchemie	52
4.3.11.1	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Sauerstoffgehalt und pH-Wert	52
4.3.11.2	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Leitfähigkeit, Gesamthärte, Calcium-, Chlorid- und Eisengehalt	55
4.3.11.3	Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von P-Orthophosphat, N-Ammonium, N-Nitrit- und N-Nitratgehalt	56
4.3.12	Abschätzung des Einflusses der Parameter auf die Besiedlung	59
4.3.12.1	Die morphologischen Parameter	59
4.3.12.2	Sonstige Parameter	62
4.4	Zusammenfassung	64
5	Teil II: Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten	68
5.1	Einleitung.....	68
5.2	Material und Methoden.....	69
5.2.1	Die Auswahl der Hauptuntersuchungsgewässer	69
5.2.2	Die Auswahl der Untersuchungsstellen	70
5.2.3	Die Aufteilung der Untersuchungsstellen in Raster	70
5.2.4	Die untersuchten Parameter	70
5.2.5	Die Erfassung der Emergenz	71
5.2.6	Biometrische Untersuchungen an den Imagines	71
5.2.7	Die Kartierungszeiten	71
5.3	Ergebnisse.....	72
5.3.1	Die Larval- und Puppenphase	72
5.3.1.1	Die Verteilung der Arten im Querprofil	72
5.3.1.2	Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit von der Wassertiefe	78
5.3.1.3	Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit von der Strömung	82
5.3.1.4	Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit vom Substrattyp	87
5.3.1.5	Der Aufenthaltsort der Arten an Steinen	89
5.3.1.6	Der Aufenthaltsort an Steinen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit	93
5.3.1.7	Abschätzung des Einflusses der Parameter auf die Besiedlung	95
5.3.2	Die Imaginalphase	97
5.3.2.1	Anzahl geschlüpfter Imagines an den Untersuchungsgewässern	97
5.3.2.2	Prozentuale Verteilung der Arten an den Untersuchungsgewässern	98
5.3.2.3	Jahreszeitlicher Schlupfverlauf	98
5.3.2.4	Das Geschlechterverhältnis in Abhängigkeit von der Art	102
5.3.2.5	Biometrische Untersuchungen an den Imagines	104
5.3.2.6	Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern	106
5.3.2.7	Jahreszeitliche Variabilität der Körpergröße	108
5.3.2.8	Habitatwahl bei der Eiablage	116
5.3.3	Beschreibung der Populationsdynamik	117
5.3.3.1	Jahreszeitliche Veränderungen der Individualverteilung im Querprofil	117
5.3.3.2	Populationsentwicklung in den Untersuchungsgewässern	119
5.4	Zusammenfassung	122

6	Teil III: Experimentelle Untersuchungen zur Charakterisierung der Autökologie der Arten	126
6.1	Einleitung	126
6.1.1	Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten	126
6.1.2	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten	127
6.1.3	Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung	128
6.1.4	Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines	128
6.1.5	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase	129
6.1.6	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase	130
6.2	Material und Methoden	131
6.2.1	Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten	131
6.2.2	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten	132
6.2.3	Biometrische Untersuchungen an den Imagines	133
6.2.4	Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung	133
6.2.5	Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines	135
6.2.6	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase	135
6.2.7	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase	136
6.3	Ergebnisse	137
6.3.1	Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten	137
6.3.2	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten	144
6.3.2.1	Änderungen der Individuendichte	144
6.3.2.2	Änderung der Individuendichte durch interspezifische Konkurrenz	145
6.3.2.3	Änderungen in Körpergröße und Gewicht	147
6.3.3	Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung	150
6.3.3.1	Festheftung und Schlupf	150
6.3.3.2	Die Dauer der Puppenphase	154
6.3.3.3	Die Entwicklungsrate	158
6.3.3.4	Körpergröße und Gewicht	161
6.3.3.5	Das Geschlechterverhältnis	164
6.3.4	Untersuchungen zur Dauer der Imaginalphase	168
6.3.5	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase	171
6.3.5.1	Der Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer	171
6.3.5.2	Der Schlupferfolg in Abhängigkeit vom Austrocknungszeitpunkt	174
6.3.5.3	Die Dauer der Puppenphase in Abhängigkeit von der Austrocknung	176
6.3.5.4	Die Bedeutung des Puppengehäuses für den Schlupferfolg	179
6.3.5.5	Die Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg	180
6.3.5.6	Der Einfluss der Luftfeuchte auf die Mortalität	181
6.3.6	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase	182
6.3.6.1	Der Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer	182
6.3.6.2	Die Dauer der Embryonalentwicklung	184
6.3.6.3	Der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit während der Austrocknung	187
6.4	Zusammenfassung	188
6.4.1	Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten	188
6.4.2	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten	189
6.4.3	Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung	190
6.4.4	Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines	191
6.4.5	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase	191
6.4.6	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase	192
7	Diskussion	194
7.1	Die ökologische Nische	194
7.2	Die Bedeutung der Höhenlage	196
7.3	Die Bedeutung der Vegetation	196
7.4	Die Bedeutung der Gewässerbreite und Tiefe	197
7.5	Die Bedeutung der Substratzusammensetzung	199
7.6	Die Bedeutung der Strömung	200
7.7	Die Bedeutung der Wasserführung	202
7.8	Die Bedeutung der Wassertemperatur	206

7.8.1	Dauer der Puppenphase	206
7.8.2	Schlupfrate	207
7.8.3	Schlupfgröße	208
7.8.4	Das Geschlechterverhältnis	209
7.9	Die Bedeutung gewässerchemischer Parameter	210
7.10	Die Bedeutung verfügbarer Ressourcen	211
7.11	Erklärung der regionalen Verbreitungsmuster.....	213
8	Zusammenfassung	216
8.1	Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten	216
8.2	Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten	216
8.3	Experimentelle Untersuchungen zur Charakterisierung der Arten	218
8.3.1	Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten	218
8.3.2	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten	219
8.3.3	Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung	219
8.3.4	Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines	219
8.3.5	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase.....	220
8.3.6	Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase	220
9	Synopsis	222
9.1	<i>Synagapetus iridipennis</i>	222
9.2	<i>Synagapetus moselyi</i>	222
9.3	<i>Agapetus fuscipes</i>	223
10	Literaturverzeichnis.....	224

1 Einleitung

Warum trifft man Organismen einer Art an einem Ort an, an einem anderen nicht? Warum besiedeln Arten Stellen mit hoher Häufigkeit, andere mit geringer? Welches sind die entscheidenden Parameter, die Verbreitung und Häufigkeit regeln und wie wirken diese?

Die Wissenschaft, die diese Fragen zu beantworten versucht, ist die Ökologie. Die zentrale Bedeutung dieser Fragen für die Ökologie wird durch die Definition von Krebs (1972) verdeutlicht: „Ökologie ist die wissenschaftliche Untersuchung jener Wechselbeziehungen, welche die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen bestimmen.“

Die Verbreitung und Häufigkeit von Organismen hängt jedoch nicht von einem einzigen Umweltfaktor alleine ab. Vielmehr muss der Organismus für eine Vielzahl von Umweltfaktoren Toleranzen besitzen.

Ein Konzept, welches den Organismus gemäß der Definition nach Krebs in den Mittelpunkt stellt und seinen Toleranzbereich gegenüber einer Vielzahl an Parametern betrachtet, ist das Konzept der „Ökologischen Nische“.

Hutchinson (1957, 1958) definiert die ökologische Nische eines Organismus' als ein „n-dimensionales Hypervolumen“. Dabei wirken die Umweltfaktoren als Dimensionen, die dieses Volumen aufspannen. Unter der ökologischen Nische eines Organismus ist jener Bereich zu verstehen, der sich aus der Summe der Toleranzbereiche gegenüber einer Vielzahl von Umweltfaktoren zusammensetzt.

Hutchinson unterscheidet zwischen einer „fundamentalen“ und einer „realisierten“ Nische. Während er unter der fundamentalen Nische jenen Bereich versteht, in welchem ein Organismus ohne Einwirkung biotischer Faktoren vorkommen würde, beschreibt die realisierte Nische nur einen Teilbereich davon, der dem Organismus unter Einbeziehung der biotischen Faktoren verbleibt (Begon et al. 1998).

Die vollständige Beschreibung der ökologischen Nische eines Organismus würde die Kenntnis sämtlicher Wechselwirkungen mit seiner unbelebten und belebten Umwelt voraussetzen und ist schon aus diesem Grund nicht durchführbar. Wie vollständig die Beschreibung der Nische eines Organismus' jedoch gelungen ist und ob die bedeutendsten Dimensionen erkannt werden, lässt sich überprüfen. Hierzu kann die Verbreitung des Organismus' herangezogen werden. Die Beschreibung der ökologischen Nische ist genau dann gelungen, wenn sie die Verbreitung von Organismen erklären kann.

Die limnologische Arbeitsgruppe der Philipps-Universität Marburg beschäftigt sich seit vielen Jahren mit autökologischen Untersuchungen an Glossosomatiden (Trichoptera, Insecta). Untersuchungen zum Gehäusebau, zur Larvalbiologie, zur Ernährungsökologie, zur Hydrodynamik der Gehäuse, zur Imaginalbiologie und zur Austrocknungstoleranz der Gelege bilden eine hervorragende Grundlage für eine möglichst umfassende Nischenbeschreibung der Arten¹.

Die vorliegende Arbeit versucht für die drei Glossosomatidenarten *Agapetus fuscipes* CURTIS 1834, *Synagapetus iridipennis* MCLACHLAN 1879 und *Synagapetus moseleyi* (ULMER 1938) den bisherigen Kenntnisstand zur Autökologie zusammenzuführen und durch drei verschiedene Versuchsansätze zu einer möglichst umfassenden

¹ Bei den Untersuchungen handelt es sich vielfach um Diplomarbeiten. Ein Teil der Ergebnisse ist unveröffentlicht. Sowohl bei der Konzeption der vorliegenden Untersuchung als auch bei der Diskussion der Ergebnisse ist es teilweise notwendig, die Befunde dennoch zu berücksichtigen. In diesen Fällen wird in Anhang 1 eine kurze Vorstellung der angewendeten Methodik sowie der statistischen Absicherung der Ergebnisse geboten.

Nischenbeschreibung zu erweitern. Besonderer Wert wird dabei auf den Vergleich der Arten gelegt.

Im ersten Versuchsansatz werden in einem größeren Untersuchungsareal eine Vielzahl an Quellbächen, Lebensraum der Arten untersucht und die Besiedlungsdichten der Arten erfasst. Hierdurch wird eine Charakterisierung der Arten, ihrer Verbreitung sowie eine Analyse der die Verbreitung erklärenden Umweltfaktoren möglich. Diese Umweltfaktoren werden im zweiten Versuchsansatz näher analysiert. Dazu werden die von den Arten besiedelten Mikrohabitate beschrieben.

Im dritten Teil der Arbeit werden verschiedene abiotische und biotische Faktoren experimentell untersucht. Es werden dabei solche Faktoren analysiert, die sich durch den ersten und zweiten Teil der Untersuchung als besonders bedeutend erwiesen haben. Diese werden durch Untersuchungen von Faktoren ergänzt, die sich durch deskriptive Ansätze nicht hinlänglich erfassen lassen.

Durch den gewählten modularen Aufbau der Arbeit werden auf unterschiedlichsten Skalenniveaus Erkenntnisse gewonnen. Das Spektrum reicht dabei von der Landschaftsebene bis hin zum Organismus. Die meisten Ergebnisse werden durch andersartige Versuchsansätze auf anderem Skalenniveau verifiziert und schließlich zu einer Nischenbeschreibung der Arten aggregiert.

Diese Nischenbeschreibungen werden schließlich herangezogen, um die im ersten Teil der Untersuchung festgestellte Verbreitung und die Häufigkeit der Arten zu erklären.

Die vorliegende Arbeit stellt somit eine gemäß der Definition von Krebs im wahrsten Sinne ökologische Untersuchung dar.

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Konzeption der Arbeit.

Tabelle 1: Konzeption der Arbeit.

<i>Teil I (Kapitel 4) Landschaft</i>		
	Gegenstand	67 Untersuchungsgewässer in einem Untersuchungsgebiet
	Bearbeitungsschritte	Untersuchung regionaler Verbreitungs- und Häufigkeitsmuster Charakterisierung der Gewässer Analyse des Zusammenhangs von Ausprägung und Besiedlung
	Ziel	Identifikation der für die Besiedlung relevanten Parameter => Charakterisierung der Arten
<i>Teil II (Kapitel 5) Habitat</i>		
	Gegenstand	Kartierungsraster in ausgewählten Gewässerabschnitten
	Bearbeitungsschritte	Untersuchung kleinräumiger Besiedlungsmuster Charakterisierung der Habitate Analyse des Zusammenhangs von Ausprägung und Besiedlung
	Ziel	Identifikation der für die Besiedlung relevanten Parameter => Charakterisierung der Arten
<i>Teil III (Kapitel 6) Organismus</i>		
	Gegenstand	Individuen der zu untersuchenden Arten
	Bearbeitungsschritte	Untersuchung des Einflusses ausgewählter abiotischer und biotischer Faktoren auf die Fitness der Arten
	Ziel	=> Charakterisierung der Arten => Erklärung der Verbreitungsmuster der Arten

2 Charakterisierung des Untersuchungsgebietes und der Untersuchungsgewässer

2.1 Das Untersuchungsgebiet

Die Festlegung von Lage und Größe des Untersuchungsgebietes erfolgt unter besonderer Berücksichtigung der Geologie. Ziel ist es, ein möglichst breites Typenspektrum von Quellbächen in die Untersuchung einzubeziehen. In Abbildung 1 ist die Geologie von Hessen in vereinfachter Form widergegeben (Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie 1990, verändert). Das schwarze Quadrat kennzeichnet darin die Lage des Untersuchungsgebietes.

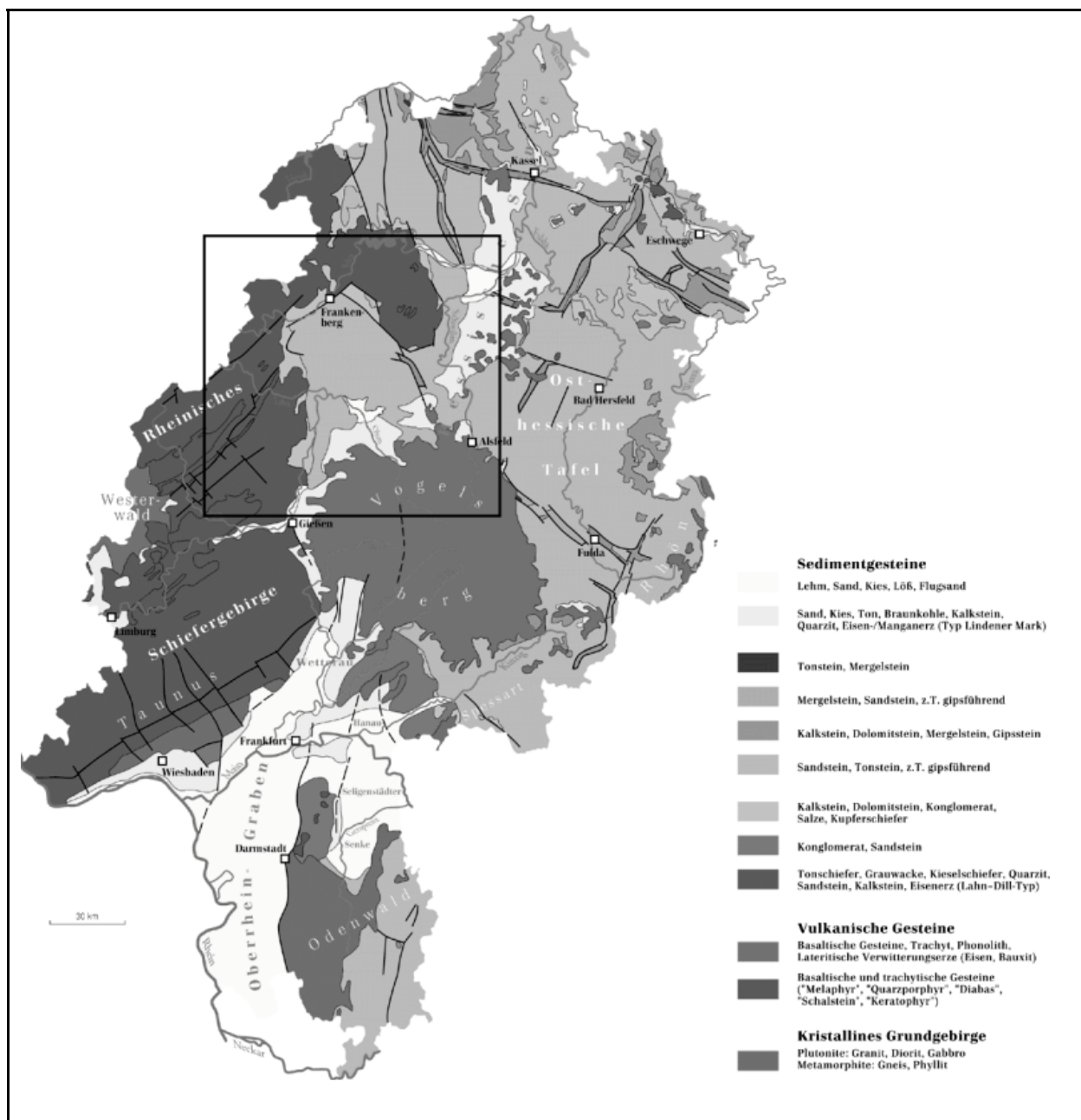


Abbildung 1: Geologische Karte Hessens (vereinfacht). Das Quadrat kennzeichnet die Lage des Untersuchungsgebietes.

2.1.1 Die Lage des Untersuchungsgebietes

Das Gebiet lässt sich durch folgende Gauß-Krüger-Koordinaten / Geographischen Koordinaten abgrenzen:

- Rechtswert / Geographische Länge: 3453 / 8°20' - 3524 / 9°20'
- Hochwert / Geographische Breite: 5607 / 50°36' - 5674 / 51°12'

Die topographischen Karten L 4918-20 (Frankenberg (Eder), Fritzlar), L 5116-20 (Biedenkopf, Marburg, Ziegenhain) und L 5316-20 (Gladenbach, Amöneburg, Alsfeld) des Hessischen Landesvermessungsamtes sowie L 4916 (Bad Berleburg) des Landesvermessungsamtes Nordrhein-Westfalen im Maßstab 1:50 000 bilden den Landschaftsausschnitt ab.

2.1.2 Naturräumliche Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

Der gesamte westliche Teil des Untersuchungsareals lässt sich naturräumlich dem Rheinischen Schiefergebirge zuordnen. Es handelt sich um die Südostabdachung des Hochsauerlandes, die Teil des Naturraums Westerwald ist (Klausing 1988). Südöstlich schließt sich, durch die Hessische Senke getrennt, der nördliche Teil des Vogelsberges an. Der Burgwald bildet das Zentrum des Untersuchungsareals. Der östliche Teil des Gebiets lässt sich der Osthessischen Tafel zuordnen.

2.1.3 Geologische, hydrogeologische und hydrographische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

2.1.3.1 Der Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges

Geologisch umfasst der Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges an der Abtauchgrenze unter die hessische Buntsandsteinplatte einen Saum mitteldevonischer Tonschiefer bis unterkarbonischer Grauwacken. Briem (2003) ordnet die Fließgewässer dieses Naturraums der Fließgewässerlandschaft² der Schieferregionen zu. Tonschiefer besitzen eine hohe Plastizität, was die geringe Zerklüftung des Gesteins erklärt. Die Gewässerdichte³ auf den wenig durchlässigen paläozoischen Gesteinen ist hoch (Blume 1949, Tichy 1951). Briem gibt für die Gewässerlandschaft eine Gewässerdichte größer 2 an. Sowohl die tonigen Verwitterungsprodukte als auch das Gestein selbst wirkt wasserstauend und sorgt für einen oberflächlichen bzw. oberflächennahen Abfluss, der sehr unausgeglichen ist. Als Gründe für die geringe Durchgängigkeit des Gesteins geben Baumgartner & Liebscher (1996) die hohen Verdichtungen und Verfestigungen durch Überlagerungen an. Hinzu kommt eine nur dünne Verwitterungsschicht. Der geringe nutzbare Hohlraumanteil ermöglicht keine Aufnahme oder Speicherung größerer Sickerwassermengen.

Gewässer dieser Fließgewässerlandschaft zeichnen sich durch einen hohen Anteil plattigen Geschiebes aus. Während Sande als Substrattyp fast vollständig fehlen, ist der Feinmaterialanteil hoch. Die Gewässerbetten kleiner Fließgewässer dieser Gewässerlandschaft können als kastenförmig und eher flach charakterisiert werden. Die Breitenvarianz der Gewässer ist gemäß Briem gering.

² Region mit gleicher Ausstattung der Fließgewässer. Die Fließgewässerlandschaften werden über die Parameter „Relief“ und „Substrat“ definiert (geomorphologischer Ansatz)(Briem 2003).

³ Maß für die Lauflängen (km) der Gewässer pro Flächeneinheit (km²).

2.1.3.2 Der Burgwald und die osthessische Platte

Der Burgwald ist in seinem Zentrum durch Sandsteine des mittleren Buntsandsteins geprägt. In seinen Randbereichen sind Übergänge zum unteren Buntsandstein vorhanden. Während der mittlere Buntsandstein meist zu gröberen Geröllen mit hohem Sandanteil verwittert, ist der untere und obere Buntsandstein durch einen hohen Ton- und Siltsteinanteil geprägt. Sandsteine und insbesondere deren stark aufgelockerte und poröse Verwitterungsprodukte verfügen über ein hohes Porenvolumen und zeichnen sich durch eine hohe Speicherkapazität aus (Baumgartner & Liebscher 1996). Die Gewässerdichte ist dementsprechend mit 0,7 ausgesprochen gering, das Abflussverhalten der Gewässer konstant. Die typische Talform der kleinen Fließgewässer dieses Typs ist das Muldental. Die Gewässerbetten sind kastenförmig und eher tief, die Ufer meist glatt und steilkantig (Briem 2003).

Auch die Osthessische Platte ist in der Trias entstanden und ganz überwiegend durch Gesteine des mittleren Buntsandsteins geprägt. Verstreut steht auch hier unterer Buntsandstein an.

2.1.3.3 Der Vogelsberg

Der im Tertiär entstandene Vogelsberg zeichnet sich durch basaltische Gesteine aus. An seinem Nordrand ist in den Niederungen Solifluktionsschutt, Lößlehm und Löß abgelagert.

Die Fließgewässer des Vogelsberges lassen sich der Fließgewässerlandschaft der basaltischen Vulkanite zuordnen. Briem (2003) betont die reichhaltige Strukturierung dieser Gewässer durch sehr harte kompakte Blöcke und Steine. Sande fehlen als Substrattyp fast völlig. Das grobe Substrat sorgt für einen unruhigen, turbulenten Abfluss. Besonders die kleinen Fließgewässer dieser Landschaft werden als ausgeprägt flach und breit und mit dem Ufer verzahnt beschrieben. Als Gewässerdichte gibt Briem (2003) 0,5 – 0,7 an. Baumgartner & Liebscher (1996) betonen die geringe Porosität und Gesteinsdurchgängigkeit. Größere Volumina von Grundwasser können sich nur bei vorhandenen starken Klüftungen oder an Stellen mit oberflächennaher starker Auflockerung oder Verwitterung bilden. Ganzjährig schüttende Grundwassertritte finden sich im hohen Vogelsberg, da hier die Basaltlagen besonders verwittert sind. Darüber hinaus sind sie in der äußeren Randzone anzutreffen, da hier die Zone durchgehender Grundwassersättigung durchschnitten wird. Besonders in den Mittellagen des Vogelsberges fallen hingegen aufgrund der geringen Gesteinsdurchlässigkeit eine Vielzahl der Quellen trocken (Leßmann et al. 2000).

2.1.3.4 Die Hessische Senke

Die das Untersuchungsareal diagonal durchziehende Hessische Senke ist tertiären Ursprungs und durch ein Mosaik aus tonigen Schluffen, Sanden, Kiesen, Mergeln und Kalkstein des Pliozäns bis Eozäns geprägt, in welches basaltische Gesteine tertiären Ursprungs eingestreut sind. Sie wird aus einer Kette von Niederungen und Becken gebildet und durch die Oberhessische Schwelle in einen nordöstlich zur Weser hin entwässernden und einen südwestlich über die Lahn hin entwässernden Teil getrennt. Die Oberhessische Schwelle gliedert sich von Norden nach Süden in die Gilserberger Höhen, den Neustädter Sattel und das nördliche Vogelsberg-Vorland. Die Lößbedeckung sorgt für ein hohes Wasserspeichervermögen. Briem (2003) ordnet die Region der Fließgewässerlandschaft der tertiären Hügelländer zu. Die Gewässer dieser Landschaft zeichnen sich durch einen hohen Feinmaterialanteil aus. Die Gewässerdichte ist mit 0,8 – 1,2 gering bis mittel. Die kleinen Gewässer dieser

Fließgewässerlandschaft besitzen ein kastenförmiges sehr tiefes Gewässerbett. Muldentäler und Kerbtäler, die meist intensiv ackerbaulich genutzt werden, sind für den Landschaftstyp charakteristisch.

Tabelle 2: Zusammenstellung einiger Charakteristika der im Rahmen der Untersuchung berücksichtigten Fließgewässerlandschaften nach Briem (2003).

<i>Fließgewässerlandschaft</i>	<i>Gewässerdichte</i>	<i>Abflussverhalten</i>	<i>Chemismus</i>
Schieferregion	>2	sehr unausgeglichen	silikatisch
Buntsandstein	0,7	ausgeglichen	sehr silikatisch
Basaltische Vulkanite	0,5-0,7	ausgeglichen	leicht karbonatisch
Tertiäres Hügelland	0,8-1,2	ausgeglichen	leicht karbonatisch; auch silikatisch

2.2 Die Untersuchungsgewässer

2.2.1 Lage der Untersuchungsgewässer

Im Untersuchungsgebiet werden drei Hauptuntersuchungsgewässer ausgewählt. Die topographische Lage der Untersuchungsgewässer ist in Tabelle 3 und Abbildung 2 dargestellt.

Tabelle 3: Topographische Lage der Untersuchungsgewässer (Gauß-Krüger-Koordinaten).

<i>Topographische Karte 1: 25 000</i>	<i>Rechtswert</i>	<i>Hochwert</i>	<i>Gewässername</i>
5118 Marburg	3478	5634	Grubenbach
5117 Buchenau	3471	5632	Albach
5219 Amöneburg	3492	5623	Quellbach bei Rauischholzhausen

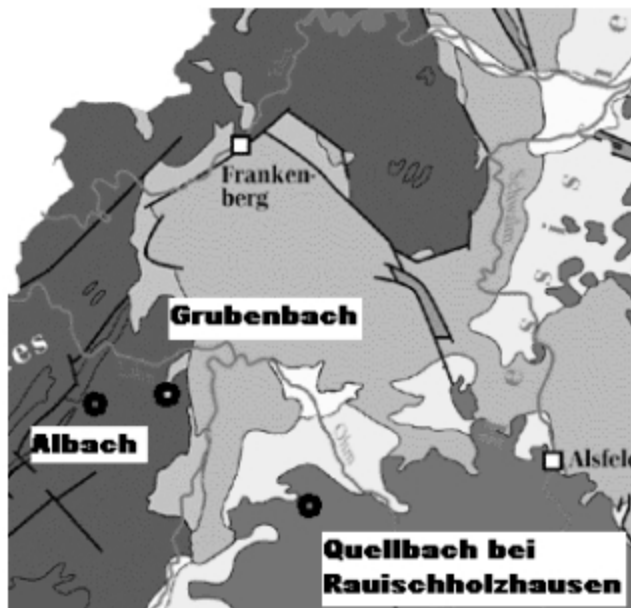


Abbildung 2: Lage der Hauptuntersuchungsgewässer in Abhängigkeit von der Geologie (Legende siehe Abbildung 1).

2.2.2 Der Grubenbach

Naturräumlich ist der Grubenbach dem Gladenbacher Bergland, welches den Südostabfall des Hohen Sauerlandes zur Hessischen Senke, zum Gießener Becken und zum Lahntrog bildet, zuzuordnen (Meynen & Schmithüsen 1953). Innerhalb des Gladenbacher Berglands liegt der Grubenbach an der Grenze der Untereinheiten „Damshäuser Kuppen“ und „Einhäuser-Michelbacher Senke“.

Der Grubenbach entspringt in weiten Talmulden in einer Höhe von 260 m ü. NN und entwässert nach einer Fließstrecke von 0,92 km direkt in die Lahn. Auf einer Höhe von etwa 240 m ü. NN mündet in den eigentlichen Grubenbach, der in einer Höhe von 320 m ü. NN entspringende Grubenwiesenbach. Gespeist werden beide Quellarme von einer Vielzahl kleinerer Helokrenen. Als mittlere Niederschlagsmengen werden von Klausing (1988) 650 mm für das Gladenbacher Bergland angegeben.

Unterkarbonische Grauwacken und mitteldevonische Tonschiefer prägen die Gewässersohle. Beide Gesteine sind klastische Sedimentgesteine, wobei die Grauwacke aus Psammiten, der Tonschiefer aus Peliten gebildet wird. Tonschiefer verwittert langsamer als die Grauwacke. Die Verwitterungsprodukte beider Gesteine sind karbonatreich.

Flachgründige eutrophe Braunerden sind als Bodentyp dominierend. Von kurzen Gewässerabschnitten abgesehen, durchfließt der Grubenbach ein Waldgebiet, welches pflanzensoziologisch der *Medico fagetum*-Assoziation zuzuordnen ist (Mittelstädt et al. 1991).

Die Wasserführung beider Quellarme des Grubenbachs wird von Mittelstädt et al. (1991) als sehr unausgeglich beschrieben. In niederschlagsarmen Jahren trocknen weite Abschnitte des Gewässers vollständig und z.T. über Monate hinweg aus, Starkregenereignisse hingegen führen zu einem raschen Anstieg des Abflusses.

Die vorwiegend oberflächliche bis oberflächennahe Herkunft des abfließenden Wassers (vgl. 2.1.3.1) ist auch an den großen tages- und jahreszeitlichen Schwankungen der Wassertemperatur erkennbar (Beierkuhnlein & Gräse 1993)(vgl. Abbildung 3).

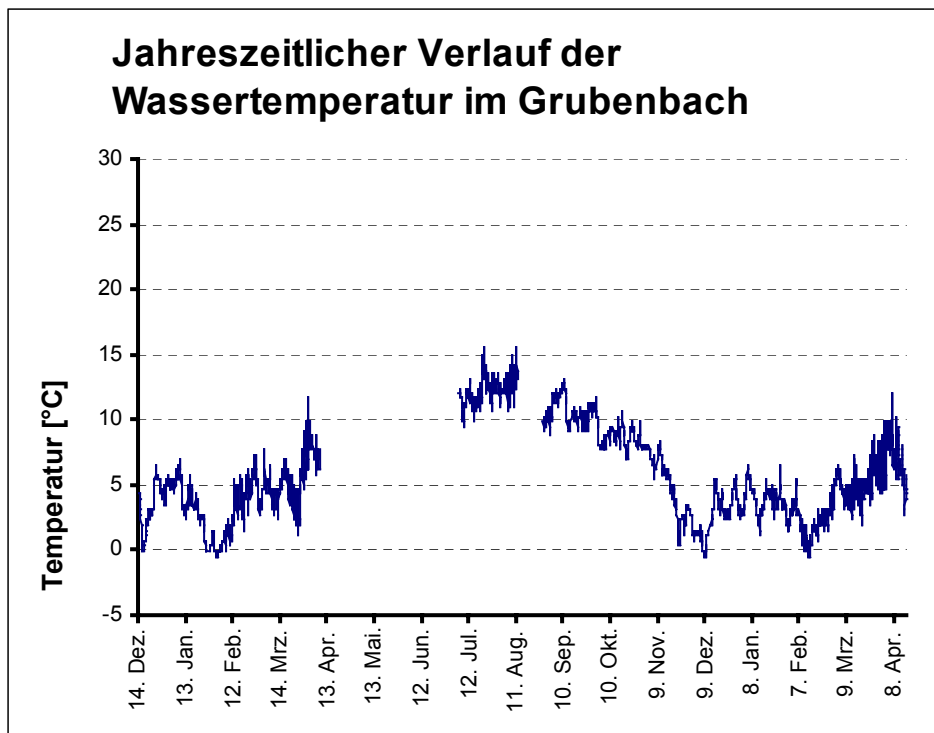


Abbildung 3: Jahreszeitlicher Verlauf der Wassertemperatur des Grubenbachs an der Untersuchungsstelle von 14. Dezember 1997 bis 15. April 1999. Die Datenlücken sind durch Defekte des Temperaturloggers während der Aufzeichnungsphase begründet.

Faunistisch wird der Grubenbach durch Mittelstädt et al. (1991) untersucht und aufgrund der Trichopterenfauna dem Krenal (Illies 1952 a, Dittmar 1953, 1955, Botosaneanu 1978) zugeordnet (Mittelstädt et al. 1991). Fischer (1995, siehe Anhang 1.1) kann für den Grubenbach eine längszonale Abfolge der zu untersuchenden Glossomatidenarten wahrscheinlich machen.

2.2.3 Der Albach

Naturräumlich lässt sich auch der Albach der Untereinheit „Damshäuser Kuppen“ des Gladenbacher Berglandes zuordnen. Der Albach entspringt in einer Höhe von etwa 400 m ü. NN aus einer Helo-Rheokrene und mündet in die Ohe, die über die Allna in die mittlere Lahn entwässert. Zahlreiche seitlich gelegene Helokrenen speisen das Gewässer. Das Schüttungsverhalten des Albachs wird von Fischer et al. (1998) als unausgeglichen beschrieben. Das mittlere Gefälle des Hypokrenals beträgt 6,4%. Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 750 mm, die Jahresmitteltemperatur der Luft bei 7-8°C.

Tonschiefer und Grauwacken sind auch in diesem Gewässer die prägenden Gesteine des teilweise steinig kiesigen Bachbetts. Die steinigen Bereiche stehen im Wechsel mit Abschnitten mit hohem Lehm-, Detritus- und Falllaubanteil. Der gesamte Quell- und Quellbachbereich liegt in einem Buchenhallenwald.

Die tages- und jahreszeitlichen Schwankungen der Wassertemperatur ähneln in ihrem Verlauf denen des Grubenbachs (vgl. Abbildung 4). Der Pik im Temperaturverlauf am Ende des Monats Juni ist durch die Austrocknung des Gewässers und dem damit verbundenen Trockenfallen des Temperaturloggers bedingt.

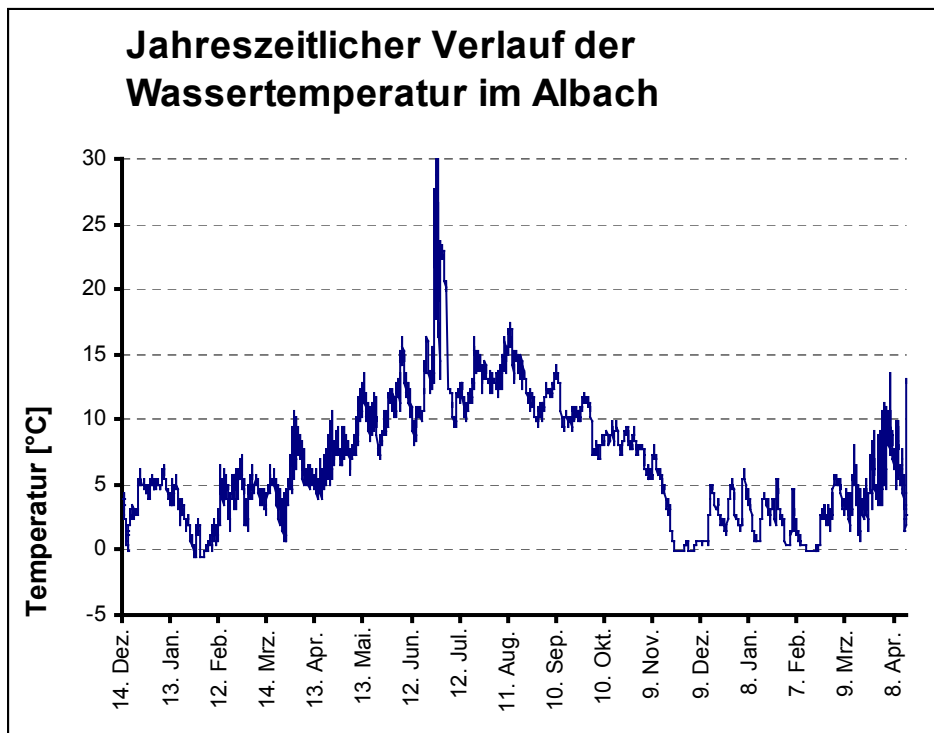


Abbildung 4: Jahreszeitlicher Verlauf der Wassertemperatur des Albachs an der Untersuchungsstelle von 14. Dezember 1997 bis 15. April 1999.

Faunistisch ist der Albach durch die Untersuchung von Schnabel (1993, zitiert nach Fischer et al. 1998) charakterisiert.

2.2.4 Der Quellbach bei Rauischholzhausen

Der Quellbach bei Rauischholzhausen lässt sich naturräumlich dem Vorderen Vogelsberg zuordnen. Hierbei handelt es sich um eine Plateaulandschaft zwischen dem südöstlich gelegenen flachen Schild des Vogelsberges und dem mittleren Lahntal. Geologisch ist der Naturraum durch Feldspatbasalt, Basalttuffe und Trapp geprägt. Der Quellbach bei Rauischholzhausen entspringt in einer Höhe von etwa 300 m ü. NN aus einer ganzjährig vergleichsweise konstant schüttenden Rheokrene. Die Konstanz im Abflussverhalten lässt auf ergiebige Grundwasserspeicher schließen, wie sie für basaltische Vulkanite typisch sind (vgl. 2.1.3.3). Hierfür spricht auch die hohe Konstanz der Wassertemperatur (Abbildung 5). Die jahreszeitliche Amplitude beträgt lediglich 1,2°C. Dies entspricht dem klassischen Bild der konstant schüttenden kalten Quelle (Thienemann 1923, Nielsen 1950, Illies 1961, Glazier 1991 u.a.).

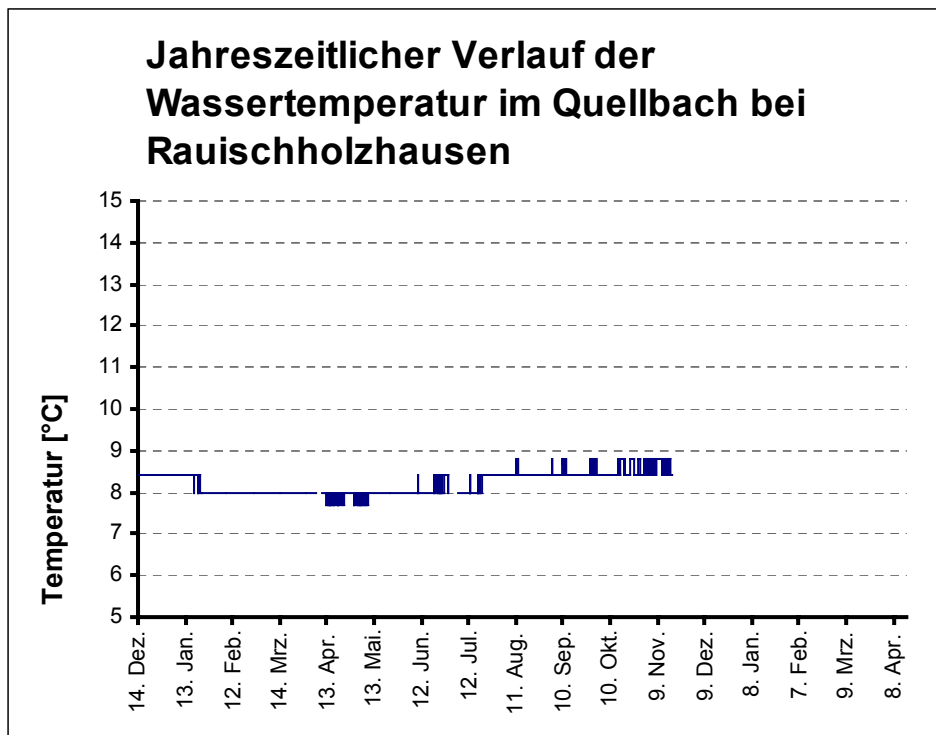


Abbildung 5: Jahreszeitlicher Verlauf der Wassertemperatur des Quellbachs bei Rauschholzhausen an der Untersuchungsstelle von 14. Dezember 1997 bis 1. Dezember 1998.

Der Quellbach bei Rauschholzhausen entwässert bereits nach einer Fließstrecke von etwa 200 m in den Hundsbach, der seinerseits in die Ohm mündet.

Die Gewässersohle des flachen Gewässerbettes ist durch stabil gelagerte Basaltschutte geprägt.

Faunistisch ist der Quellbach bei Rauschholzhausen durch Haase (1998, siehe Anhang 1.15) charakterisiert.

3 Charakterisierung der Arten

3.1 Systematische Stellung

Die Ordnung Trichoptera umfasst nach Martynov (1924) zwei Unterordnungen, die Annulipalpia (netzbauend) und die Integripalpia (köchertragend).

Wiggins (1978) unterscheidet aufgrund morphologischer, ethologischer und ökologischer Kriterien fünf natürliche Gruppen – die freilebenden Trichopteren, Trichopteren mit Beutelköcher, mit Sattelköcher, mit Röhrenköcher sowie netzbauende Trichopteren.

Bereits Ross (1967) fasst die ersten drei Gruppen zur Überfamilie der Rhyacophiloidea zusammen. Diese Überfamilie setzt sich aus den Familien der Rhyacophilidae (freilebend), den Hydroptilidae (Beutelköcher) und den Glossosomatidae (Sattelköcher) zusammen.

Während noch Malicky (1973) die Überfamilie der Rhyacophiloidea den Integripalpia zuordnet, sehen Wiggins und Wichard (1989) die Gruppe als besonders ursprünglich an und stellen sie als eigene Unterordnung der Spicipalpia einer Schwestergruppe gegenüber, die sich aus den Annulipalpia und den Integripalpia zusammensetzt. Dieses System wird auch von Wichard et. al (1995) vertreten.

Aufgrund der verwandschaftlichen Nähe der Familien Hydroptilidae und Glossosomatidae ordnen Wichard et al. (1995) beide Familien der Überfamilie der Hydroptiloidea zu.

Die systematische Stellung der beiden Großgruppen Annulipalpia und Integripalpia sowie die Zuordnung der Spicipalpia als dritte Gruppe ist nach wie vor umstritten. Dies belegen die Arbeiten von Ivanov (1997) sowie Frania & Wiggins (1997), die die Spicipalpia als Gruppe wieder auflösen und in unterschiedlicher Weise den beiden Großgruppen zuordnen. Eine Zusammenfassung der zur Zeit diskutierten Systeme unter Berücksichtigung genetischer Erkenntnisse findet sich in Kjer (2001).

Die Familie der Glossosomatidae lässt sich in zwei Unterfamilien aufteilen – die Glossosomatinae mit der Gattung *Glossosoma* sowie die Agapetinae mit den Gattungen *Agapetus*, *Synagapetus* und *Catagapetus*. Neben diesen vier europäischen Gattungen der Glossosomatidae (Botosaneanu & Malicky 1978) wird von Malicky (1978) eine fünfte Gattung *Philocolepus* aufgeführt, die sich jedoch nach Pitsch (1993) deutlich aufgrund larvalmorphologischer Kriterien von den übrigen Gattungen unterscheidet und von Waringer & Graf (1997) der Familie der Hydroptilidae zugeordnet wird.

Die Gattung *Agapetus* ist in Mitteleuropa mit 5 Arten, die Gattung *Synagapetus* mit 4 Arten vertreten (Pitsch 1993). Die Gattung *Catagapetus* kommt mit einer Art (*Catagapetus nigrans*) in den Südalpen und in Italien vor.

Für die Art *Synagapetus ater* KLAPALEK 1904 wird angenommen, dass es sich um ein Synonym von *Synagapetus iridipennis* MC LACHLAN 1879 handelt (Krawany & Ulmer 1938, Botosaneanu & Malicky 1978). *Synagapetus moselyi* (Ulmer 1938) wurde als *Pseudagapetus moselyi* (Ulmer 1938) beschrieben.

3.2 Verbreitung der Arten

3.2.1 Das Verbreitungsareal

Unter den zu untersuchenden Arten ist *Agapetus fuscipes* die in Mitteleuropa am weitesten verbreitete (Pitsch 1993). Für diese Art existieren Nachweise für das gesamte Mitteleuropa. Nach Robert (2001) kommt die Art in allen Bundesländern der Bundesrepublik Deutschlands vor. Lediglich in Mecklenburg-Vorpommern wird sie vom Autor als selten eingestuft.

Tobias, W. & Tobias, D. (1981) geben für *Synagapetus iridipennis* ein deutlich größeres Verbreitungsareal als für *Synagapetus moselyi* an. Danach ist *Synagapetus iridipennis* in weiten Teilen des Mittelgebirges (Dittmar 1953, Wichard 1971, Caspers 1972) und in Teilen der Alpen verbreitet, für *Synagapetus moselyi* wird hingegen als Verbreitungsgebiet lediglich der Bayerische Wald, die Fränkische Schweiz sowie Thüringen (Schulte & Weinzierl 1990) angegeben. Die beiden *Synagapetus*-Arten stuft Pitsch (1993) als Arten der Mittelgebirge und z.T. der Alpen ein. Vorkommen in der norddeutschen Tiefebene sind dem Autor nicht bekannt. Das Verbreitungsareal der Art wird von Pitsch (1993) durch Nachweise in Nordhessen (Mittelstädt et al. 1991, Fischer et al. 1992, Widdig 1994) erweitert.

Robert (2001) bestätigt das größere Verbreitungsareal von *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zu *Synagapetus moselyi*. Während für die erste Art zwischenzeitlich Funde aus Bayern, Baden-Württemberg, dem Saarland, Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen, Hessen, Niedersachsen, Thüringen und Sachsen-Anhalt vorliegen, fehlt *Synagapetus moselyi* in Rheinland-Pfalz, Niedersachsen, Thüringen und Sachsen-Anhalt. Dafür liegen vereinzelte Funde aus Schleswig Holstein vor. Lorenz (2000) weist die Art im Weserbergland nach, Neu (2002) in Rheinland-Pfalz. *Synagapetus iridipennis* wird von Schrankel et al. (2002) für Luxemburg nachgewiesen.

Für beide *Synagapetus*-Arten scheinen die Vorkommen innerhalb der Verbreitungsgebiete sehr ungleichmäßig verteilt zu sein. So fehlen beide *Synagapetus*-Arten nach Burkhardt (1979, 1983) im Vogelsberg vollständig. Caspers et al. (1977) weisen beide *Synagapetus*-Arten nicht in der Eifel nach. Ebenso fehlen beide Arten im Pfälzerwald (Hahn 2000) sowie im Nationalpark Harz (Langheinrich 2002).

3.2.2 Längszonale Verteilung

Alle drei zu untersuchenden Arten haben ihren längszonalen Verteilungsschwerpunkt im Quell- bzw. Quellbach. Moog (1995) gibt folgende längszonale Verteilung nach biozönotischen Regionen für die Arten an:

Tabelle 4: Längszonale Verteilung der zu untersuchenden Arten nach Moog (1995). Verwendete Abkürzungen für die biozönotischen Regionen nach Illies & Botosaneanu (1963): EUK (Eukrenal), HKR (Hypokrenal), ER (Epirhithral), MR (Metarhithral), HR (Hyporhithral), EP (Epipotamal), MP (Metapotamal), HP (Hypopotamal). Die Verteilung wird durch die Vergabe von insgesamt 10 Punkten charakterisiert. Das Symbol „+“ zeigt eine gewisse, nicht näher bestimmbare Präferenz an.

Art	EUK	HKR	ER	MR	HR	EP	MP	HP
<i>Agapetus fuscipes</i>	6	3	1	+				
<i>Synagapetus iridipennis</i>	7	2	1					
<i>Synagapetus moselyi</i>	7	2	1					

Schmedtje & Colling (1996) bestätigen die längszonale Verteilung von Moog weitgehend, betonen jedoch weniger deutlich den Verteilungsschwerpunkt im Eukrenal. Stattdessen wird das Epirhithral als besiedelte biozönotische Region stärker hervorgehoben.

Tabelle 5: Längszonale Verteilung der zu untersuchenden Arten nach Schmedtje & Colling (1996). Verwendete Abkürzungen siehe Tabelle 4.

Art	EUK	HKR	ER	MR	HR	EP	MP	HP
<i>Agapetus fuscipes</i>	5	3	2	+				
<i>Synagapetus iridipennis</i>	4	3	3					
<i>Synagapetus moselyi</i>	4	3	3					

Robert (2001) gibt für die Art *Agapetus fuscipes* für das Bergland die gleiche längszonale Verteilung wie Schmedtje & Colling (1996) an. Im Norddeutschen Tiefland betont der Autor eine stärkere Bedeutung des Epi- und Metarhithrals.

Die Angaben zur Verbreitung werden durch eine Vielzahl an Arbeiten bestätigt (Thienemann 1923, Nielsen 1942, Wesenberg-Lund 1943, Adlmannseder 1965, Tobias, W & Tobias, D. 1981, Becker 1990, Mittelstädt et al. 1991, Pitsch 1993, Haase 1999). Fischer (1995, siehe Anhang 1.1) stellt im Grubenbach mit Hilfe von Emergenzuntersuchungen Unterschiede in der längszonalen Verteilung zwischen den beiden *Synagapetus*-Arten fest. Danach besiedelt *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zu *Synagapetus moselyi* die quellferneren Bereiche des Gewässers. Die Art *Agapetus fuscipes* ähnelt in ihrer Verteilung im Gewässer der Art *Synagapetus moselyi*. Die Ungleichverteilung wird durch einen Chi-Quadratstest ($p < 0,001$) belegt.

3.2.3 Weitere Ansprüche an den Lebensraum

Alle drei zu untersuchenden Arten besitzen eine sehr geringe Toleranz gegenüber organisch leicht abbaubarer Substanz. So stuft Moog (1995) die Arten wie folgt ein:

Tabelle 6: Saprobielle Einstufung der zu untersuchenden Arten nach Moog (1995). Verwendete Abkürzungen: x (xenosaprobe Stufe), o (oligosaprobe Stufe), β (beta-mesosaprobe Stufe), α (alpha-mesosaprobe Stufe), p (polysaprobe Stufe), G (Indikationsgewicht: Skala von 1-5), SI (Saprobienindex).

Art	x	o	β	α	p	G	SI
<i>Agapetus fuscipes</i>	4	5	1			2	0,7
<i>Synagapetus iridipennis</i>	7	3				4	0,3
<i>Synagapetus moselyi</i>	7	3				4	0,3

Die Vergabe des hohen Indikationsgewichtes von 4 verdeutlicht die geringe Toleranz beider *Synagapetus*-Arten gegenüber organischer Belastung. In der zur Zeit noch im Gelbdruck befindlichen Neufassung der DIN 38410 (Normenausschuss Wasserwesen (NAW) im DIN, Deutsches Institut für Normung e.V., in prep.) werden alle drei zu untersuchenden Arten mit einem Saprobienwert von 1 und einem Indikationsgewicht von 16 eingestuft.

Ein Zusammenhang zwischen Vorkommen von *Agapetus fuscipes* und geringer organischer Belastung wird von zahlreichen Autoren beschrieben (Schuhmacher & Schremmer 1970, Mauch 1976). So bezeichnen Schuhmacher & Schremmer die Art

als polyoxybionte Quellbachform, die bei höheren Wassertemperaturen wegen des zu niedrigen Sauerstoffgehaltes nicht mehr vorkommt.

Für die Art *Synagapetus iridipennis* wird eine Bindung an kalkreiche Gewässer des Gebirges von Illies (1952 b) angegeben. Eine hohe Toleranz gegenüber Kalksinterauflagen vermutet Dittmar (1955) und sieht darin einen Vorteil, welcher der Art die Besiedlung kalkreicher Quellbereiche ermöglicht.

Haase (1999) betont das oftmals gemeinsame Vorkommen von *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi*, wobei eine der beiden Arten in solchen Fällen deutlich dominiere. Während der Autor die Art *Synagapetus moselyi* als Charakterart der sommertrockenen Bäche bezeichnet, siedelt *Synagapetus iridipennis* häufiger in perennierenden Bächen. Ein gemeinsames Vorkommen beider *Synagapetus*-Arten wird auch von Schulte & Weinzierl (1990) für den Bayerischen Wald beschrieben.

Eine Beschreibung der von den Arten besiedelten Mikrohabitate findet sich in Fischer (1995, siehe Anhang 1.2). Er charakterisiert *Synagapetus iridipennis* als Art kühler, sauerstoffreicher, schnell strömender Bäche mit mittlerem Gefälle. Verglichen dazu meidet *Synagapetus moselyi* stärkere Gefällestufen. Die von dieser Art besiedelten Bereiche zeichnen sich durch niedrigeren Sauerstoffgehalt, niedrigere Strömungsgeschwindigkeiten und kleinere steinige Substrate zwischen 1 und 5 cm Größe aus. In ihren Ansprüchen ähnelt die Art damit *Agapetus fuscipes*, die jedoch steinige Substrate kleiner 1cm bevorzugt sowie höhere Wassertemperaturen ertragen kann. Ehler et al. (2002) können die Art auch in sandgeprägten Bächen des Tieflandes in geringen Abundanzen nachweisen.

3.2.4 Angaben zur Besiedlungsdichte der Arten

Der Gewichtsanteil der Art *Agapetus fuscipes* beträgt im Breitenbach bei Schlitz etwa 15% an der Gesamttrichopterenemergenz der Jahre 1969-76 (Illies 1978). Die zum Teil sehr hohen Besiedlungsdichten der Art in diesem Gewässer werden wiederholt beschrieben (Castro 1975, Illies 1978, Becker 1990). So beschreibt Castro (1975) durchschnittliche Besiedlungsdichten von bis zu 3100 Larven/m².

Mittelstädt et al. (1991) geben für die Gattung *Synagapetus* Besiedlungsdichten von maximal 3700 Tieren/m² für den Monat Januar, sowie 1500 Tieren/m² für den Monat März an.

3.3 Morphologische Charakterisierung der Entwicklungsstadien mit Angaben zur Bestimmbarkeit

3.3.1 Die Imagines

Die Imagines der untersuchten Glossosomatidenarten sind zwischen 6 und 10 mm groß und dunkelbraungrau bis schwarz gefärbt. Zu erwähnen sind zwei morphologische Besonderheiten. Zum einen handelt es sich dabei um eine Verlängerung des 6. Sternits, welches zu einem nach hinten gerichteten Fortsatz umgebildet ist. Dieser ist bei *Agapetus fuscipes* spitz und bei den Männchen lang ausgezogen, bei den beiden *Synagapetus*-Arten jeweils als rundliche Platte ausgebildet, die bei den Männchen größer als bei den Weibchen und beborstet ist (Ulmer & Krawany 1938).

Als zweite Besonderheit ist für die Weibchen eine deutlich ausgeprägte Beborstung des ersten und zweiten Tarsalgliedes der Mesothoracalbeine zu nennen (Krawany 1938, Becker 1991).

Die Imagines beider Geschlechter der untersuchten Arten sind nach den von Malicky (1983) sowie von Tobias, W & Tobias, D. (1981) angegebenen Merkmalen eindeutig unterscheidbar.

3.3.2 Die Gelege

Gelege von Glossosomatiden sind unverwechselbar. Zwischen einem größeren und einem kleineren leicht bis mäßig abgeflachten Steinchen wird eine Eischicht in einer gallertigen Substanz (Anderson 1973, Becker 1991) abgelegt. Nach Aushärtung dieser Substanz sind die Steinchen fest zu einem „sandwichartigen“ Gebilde verkittet, welches im Folgenden vereinfacht als Gelege bezeichnet wird. Das Gelege kann wiederum als Substrat für weitere Eiablagen genutzt werden, indem eine zweite Eischicht aufgelagert und mit einem weiteren Decksteinchen versehen wird. Es können so Aggregate mit zum Teil 4 bis 5 Eischichten entstehen.

Die Gelege von Glossosomatiden lassen sich somit eindeutig dem Kittlaichtyp zuordnen (Siltala 1906, zitiert nach Wichard 1988).

Fischer (1995, siehe Anhang 1.3) vergleicht Gelege aus unterschiedlichen Gewässerabschnitten eines Gewässers, die er über Emergenzauswertungen den drei zu untersuchenden Glossosomatidenarten zuordnet. Weder in der Anzahl der Eischichten pro Gelege, der Eizahl pro Schicht, den Steinchengewichten, den Gelegegewichten noch im Durchmesser der Eier lassen sich signifikante Unterschiede feststellen. Die von Fischer ermittelte mittlere Eizahl pro Gelege aus dem Gewässerabschnitt mit Hauptvorkommen von *Agapetus fuscipes* beträgt 19 (SD 7,9), mit Hauptvorkommen von *Synagapetus iridipennis* 22,1 (SD 6,3) sowie mit Hauptvorkommen von *Synagapetus moselyi* 22,4 (SD 9,4). Becker (1991) gibt pro Eischicht eine mittlere Eizahl von 13 (SD 8), Anderson (1973) von 27 für die Art *Agapetus fuscipes* an. Beide Autoren betonen die hohe Streuung bei den Eizahlen pro Gelege.

3.3.3 Die Larven

Auffälligstes Merkmal der Larven von Glossosomatiden ist das Gehäuse (Illies 1952 b), welches in Aufbau und Form an den Panzer einer Schildkröte erinnert und aus kleinen, an den Kanten miteinander versponnenen Steinchen besteht.

Die Gattungen der Glossosomatiden unterscheiden sich in Form und Aufbau dieses Gehäuses. Das einfachste Gehäuse bauen Larven der Gattung *Glossosoma*. Es besteht aus einer ovalen Bodenplatte und einem aus größeren Steinchen angefertigten kuppelförmigen Dach. Die Bodenplatte besitzt eine einfache Öffnung an jeder Stirnseite. Die beiden ventralen Öffnungen der Bodenplatte der Larvengehäuse der Gattung *Agapetus* werden im Unterschied dazu von einem Gespinstring mit feinen Steinchen gesäumt. Das aus größeren Steinchen gebaute kuppelförmige Dach weist zahlreiche Ventilationsporen auf. Larven der Gattung *Synagapetus* verwenden für den Bau der Gehäuse kleinere Steinchen als *Agapetus*. Die Größe der für den Bau verwendeten Steinchen ist abhängig vom Angebot (Bohle & Fischer 1983). Das ebenfalls kuppelförmige Dach ist höher als das von *Agapetus* und besitzt statt zahlreicher Poren je eine Ventilationsöffnung an beiden Seiten des Firstes. Der untere Rand des Gehäuses ist oftmals saumartig erweitert. Anders als beim Gehäuse von *Agapetus* sind die beiden Öffnungen der Bodenplatte durch zwei Klappen verschließbar. Die Gehäuse der Larven der Gattung *Catagapetus* ähneln denen von *Synagapetus*, jedoch sind die beiden Ventilationsöffnungen am First durch röhrenartige Aufbauten kaminartig erhöht (Uhlmann 1931).

Die Larven der Glossosomatiden besitzen keine Kiemen und führen keine Ventilationsbewegungen durch (Bohle 1995 a). Vor Abdrift schützen sich die Larven durch ein Gespinstband, welches sie am Substrat anheften.

Die Kopfkapselbreite des siebten und letzten *Agapetus fuscipes*-Larvenstadiums beträgt nach Nielsen (1942) 0,43-0,48 mm, die Länge der Larven 3,76-6,25 mm.

Wallace et al. (1990) geben für das letzte Larvenstadium, welches sie mit dem 5. Stadium gleichsetzen, eine Kopfkapselbreite von 0,36-0,45 mm an. Die Autoren betonen die große Variabilität in der Größe.

Nach Pitsch (1993) sind die Larven der Familie der Glossosomatidae mit Ausnahme der zwei zu untersuchenden Arten *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi* eindeutig unterscheidbar. Die Trennung dieser beiden Arten gelingt ihm durch Verwendung der Merkmale „Pronotumhinterlandsaum“ und „anale Begrenzung des Augenflecks“ fast ausnahmslos. Das Merkmal der Begrenzung des Augenflecks findet auch in Waringer & Graf (1997) Anwendung und stellt dort die alleinige Grundlage für die Determination der Arten dar.

Haase (1999) stellt fest, dass sich die Arten in einem weiteren Merkmal unterscheiden. Dabei handelt es sich um eine median gelegene Borstengruppe nahe am Hinterrand des Pronotums. Haase verweist darauf, dass auch unter Verwendung dieses dritten Merkmals eine eindeutige Zuordnung aller Individuen nicht möglich ist.

3.3.4 Die Puppen

Die Puppen der Arten lassen sich erst kurz vor der Schlupfreife unter Verwendung der Imaginalmerkmale unterscheiden. Ulmer & Krawany (1938) beschreiben für *Synagapetus ater* (Synonym für *Synagapetus iridipennis*) den Einbau zweier größerer Steinchen beim Bau des Puppengehäuses, die „dachartig abschüssig aufgestellt“ werden. Die Autoren verweisen darauf, dass *Pseudagapetus moselyi* (Synonym für *Synagapetus moselyi*) zum Bau des Puppengehäuses diese größeren Steinchen nicht verwendet und stattdessen zahlreiche kleinere, rundliche Steinchen nutzt. Bohle & Fischer (1983) bestätigen den Einbau zweier größerer Steinchen in das Puppengehäuse von *Synagapetus iridipennis*, betonen jedoch, dass diese bei mangelnder Verfügbarkeit durch eine Vielzahl kleinerer Steinchen ersetzt werden.

3.4 Biologische und ökologische Charakterisierung der Entwicklungsstadien der Arten

3.4.1 Die Imagines

Die Imaginalbiologie der Arten ist wenig erforscht. Die meisten vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf die Art *Agapetus fuscipes*.

3.4.1.1 Schluphphänologie der Arten

Die Flugzeit von *Agapetus fuscipes* dauert nach Tobias, W. & Tobias, D. (1981) von Mai bis Oktober. Dieser Zeitraum wird von Pitsch (1993) mit Ausnahme des Monats Oktober bestätigt. Nach Angaben von Thorup (1963) ist die Art bis Dezember als Imago in Quellbereichen Dänemarks anzutreffen. Der Autor macht eine Generation pro Jahr aus (1963, 1967).

Tobias, W. & Tobias, D. (1981) geben für *Synagapetus iridipennis* eine Flugzeit von Mai bis Juni an. Dies deckt sich mit den Angaben von Mittelstädt et al. (1991), die eine Flugzeit der Art am Grubenbach von Anfang Juni bis Mitte August aufgrund von

Emergenzfängen belegen. Fischer (1995, siehe Anhang 1.4) stellt am gleichen Gewässer einen Schlupf von Ende Mai bis Mitte Juli fest. Für *Synagapetus moselyi* wird von Mittelstädt et al (1991) eine Flugzeit von Anfang Juni bis Mitte Juli für den Grubenbach angegeben.

Ein von Fischer (1995, siehe Anhang 1.5) durchgeführter Vergleich des mittleren Schlupfzeitpunktes beider *Synagapetus*-Arten belegt für die meisten Untersuchungsstellen einen etwas früheren mittleren Schlupf von *Synagapetus moselyi*.

Ein Vergleich der mittleren jahreszeitlichen Schlupfzeiten in Abhängigkeit vom Geschlecht, belegt einen früheren Schlupf der Männchen beider *Synagapetus*-Arten (U-Test nach Mann u. Whitney; $p < 0,001$). Hingegen schlüpfen bei der Art *Agapetus fuscipes* die Weibchen höchst signifikant früher (Fischer 1995, siehe Anhang 1.6).

3.4.1.2 Das Schlupfverhalten

Die tagesperiodische Schlupfaktivität von *Agapetus fuscipes* wird von Tobias (1967) beschrieben. Fischer (1995, siehe Anhang 1.7) bestätigt die Ergebnisse von Tobias und stellt auch für die beiden *Synagapetus*-Arten ein tageszeitlich deutlich ausgeprägtes Schlupfmaximum am frühen Nachmittag fest. Bei allen drei Arten schlüpfen die Männchen im Mittel früher als die Weibchen (U-Test nach Mann u. Whitney; *Agapetus fuscipes* ($p < 0,05$), *Synagapetus moselyi* ($p < 0,01$), *Synagapetus iridipennis* ($p = 0,075$)). Wie Laborexperimente an beiden *Synagapetus*-Arten belegen, wirkt als Stimulus für den Schlupf sowohl die Temperatur als auch das Licht. Eine endogene Rhythmik ist nicht vorhanden (Fischer 1995, siehe Anhang 1.7).

3.4.1.3 Das Paarungsverhalten

Angaben zum Paarungsverhalten von *Agapetus fuscipes* einschließlich der Beschreibung von Beobachtungen sich paarender Tiere finden sich bei Ivanov & Rupprecht (1992), Ivanov (1993). Die Autoren können für *Agapetus fuscipes* den Einsatz eines akustischen Signalsystems zum Zwecke der Partnerfindung nachweisen. Dabei werden mit Hilfe der in Kapitel 3.3.1 beschriebenen Fortsätze des 6. Sternits Klopfsignale erzeugt. Eine Interaktion zwischen den Geschlechtern mit Hilfe dieser Signale kann durch die Untersuchung belegt werden. Darüber hinaus können von Ivanov (1993) Pheromonspuren nachgewiesen werden, die von den Weibchen auf die Substratoberfläche abgegeben werden und die Partnerfindung erleichtern. Ein Ausbreiten der Flügel des Weibchens wird als Darstellung der Paarungsbereitschaft interpretiert (Ivanov & Rupprecht 1992). Resh et al. (1987) können für *Agapetus marlo* einen Pheromonnachweis erbringen.

Fischer (1995, siehe Anhang 1.8) untersucht die Bedeutung chemischer Botenstoffe bei der Partnerfindung nach der Methode von Resh et al. (1987). Dabei kann für die Art *Synagapetus iridipennis* eine Bedeutung von Pheromonen für die Partnerfindung belegt werden. Die Anlockwirkung ist artspezifisch (Chi-Quadrat Test; $p < 0,001$). Für Individuen beider Geschlechter wird eine Lockwirkung nachgewiesen, wobei signifikant häufiger Männchen angelockt werden (Chi-Quadrat Test; $p < 0,001$).

Aufgrund zahlreicher von Fischer (1995, siehe Anhang 1.9) gemachter Geländebeobachtungen, lässt sich der Paarungsablauf für die *Synagapetus*-Arten wie folgt beschreiben. Als Paarungsorte dienen Gehölze in Gewässernähe. Darauf versammeln sich zunächst Weibchen in zwei bis drei Meter Höhe. Durch die Lockwirkung werden im Tagesverlauf zunehmend weitere Tiere angezogen. Anfliegende Männchen suchen gezielt kleinere Äste nach Weibchen ab. Bei Erfolg schließt sich ein etwa einminütiger Paarungstanz an, bei dem beide Tiere hintereinander herlaufen. Dieser wird mit der Kopulation abgeschlossen, die etwa zehn weitere Minuten dauert.

3.4.1.4 Das Eiablageverhalten

Das Eiablageverhalten von *Agapetus fuscipes* wird von Anderson (1973) sowie Becker (1991) beschrieben. Für beide zu untersuchenden *Synagapetus*-Arten liegen Beschreibungen von Fischer & Bohle (1996) vor. Danach finden die Eiablagen in den Nachmittagsstunden statt. Die Eiablage wird durch einen Zickzack-Flug senkrecht zur Fließrichtung eingeleitet. Es folgt ein Sturzflug, der in der Regel zum Durchbrechen der Wasseroberfläche führt. Die Weibchen schwimmen, von einer Luftschicht umhüllt, zum Gewässerboden und testen mit den Beinen und anscheinend auch mit dem Abdomen das Substrat auf dessen Eignung. Werden zwei geeignete Steinchen gefunden, findet die Eiablage mit angewinkeltem Abdomen statt. Im Anschluss daran werden die Steinchen zusammengedrückt. Oftmals finden danach ohne vorheriges Auftauchen ein bis zwei weitere Eiablagen statt. Die festgestellte Verweildauer der Weibchen unter Wasser beträgt zwischen acht und neunzehn Minuten.

Aufgrund durchgeführter Substratpräferenztests kann das Erkennen der Substratgröße durch die Weibchen noch vor dem Durchdringen der Wasseroberfläche belegt werden. Die Weibchen frequentierten zur Eiablage die Korngrößenfraktion Feinkies (Fischer & Bohle 1996).

Die Gelege sind im Gewässer ungleich verteilt. Lotische Gewässerbereiche werden bevorzugt zur Eiablage frequentiert (U-Test nach Mann u. Whitney; $p < 0,001$). Auch bei kleinräumigen Kartierungen kann ein positiver Einfluss der Strömung auf den Eiablageort belegt werden.

Hingegen stellt Becker (1991) für die Art *Agapetus fuscipes* einen negativen Zusammenhang zwischen Gelegeanzahl und Strömungsgeschwindigkeit sowie Wassertiefe fest.

3.4.2 Die Gelege

Angaben zur Dauer der Embryonalphase von *Agapetus fuscipes* macht Anderson (1974). Die ersten Larven schlüpfen nach einer einmonatigen Hälterungsdauer. Nach weiteren 20 Tagen sind die meisten Larven geschlüpft. Castro (1975) untersucht den Einfluss der Temperatur auf die Dauer der Embryonalphase.

Fischer & Bohle (1996) betonen für die beiden *Synagapetus*-Arten ebenfalls die große Zeitspanne zwischen dem Schlupf der ersten und der letzten Larve. Diese beträgt im Mittel 54 bis 73 Tage. Für Gelege der beiden *Synagapetus*-Arten ist eine Austrocknungstoleranz belegt. Austrocknungsereignisse führen einerseits zu einer Reduktion des Schlupferfolges, andererseits zu einer Synchronisation des Schlupfes pro Gelege. Selbst aus Gelegen, die zwölf Wochen trockenliegen, schlüpfen durchschnittlich zwei Larven (im Vergleich zu 13 Larven aus nicht ausgetrockneten Kontrollgelegen). Extreme Austrocknung (35-45% Luftfeuchtigkeit) wird ebenso schlecht ertragen wie Austrocknung unmittelbar nach der Eiablage.

3.4.3 Die Puppen

Die Bauweise des Puppengehäuses von *Synagapetus iridipennis* wird von Bohle & Fischer (1983) beschrieben. Danach benötigt das anfänglich weiche Gehäuse bis zur Verfestigung etwa 1-2 Tage. Nach weiteren 2 Tagen wird der Innenkokon angelegt. Nach Fertigstellung dieses Innenkokons häutet sich die ohne vorherige Häutung aus der Larve entstandene Vorpuppe zur Puppe. Die Entwicklung zur Imago dauert weitere knappe 4 Wochen.

Während Larven der Gattung *Synagapetus* zur Verpuppung ein neues Puppengehäuse anfertigen (Krawany 1932, Bohle & Fischer 1983), nutzen Larven von *Agape-*

tus fuscipes den Larvenköcher, aus welchem lediglich die Bodenplatte heraus getrennt wird (Anderson & Bourne 1974).

Der Puppenkokon der *Spicipalpia* ist semipermeabel (Nielsen 1942, Wichard et al. 1993) und durch Hyperosmotie in seinem Innern prall mit Wasser gefüllt. Da die Puppen keine Ventilationsbewegungen durchführen, stellt die Oberfläche dieses Kokons die eigentliche respiratorisch aktive Fläche dar (Wichard et al. 1995). Aus diesem Grund wird bereits von Ross (1956) eine Bindung der *Spicipalpia* an kalte sauerstoffreiche Gebirgsbäche angenommen.

Eine Austrocknungstoleranz während der Puppenphase ist nicht belegt. Nielsen (1942) gibt an, dass Tiere, die er außerhalb des Wasserkörpers vorfindet, stets „durch Austrocknung abgetötet“ sind.

3.4.4 Die Larven

Zur Larvalbiologie von Glossosomatiden gibt es eine Vielzahl von Bearbeitungen zu unterschiedlichen Themen.

3.4.4.1 Die Anzahl der Larvenstadien

Mit der Anzahl der Larvalstadien von *Agapetus fuscipes* beschäftigen sich Nielsen (1942), Castro (1975) sowie Becker (2002). Während Nielsen und Becker von 7 Larvenstadien ausgehen, vermutet Castro aufgrund von Laborbefunden 8 Stadien. Iversen (1976) ordnet die im Freiland vorgefundenen Larven 8 Stadien zu, kann jedoch das 1. Larvenstadium im Freiland nicht vorfinden. Detaillierte Angaben zu Larvenlänge und Kopfkapselbreite für die 7 Entwicklungsstadien finden sich bei Nielsen (1942). Für *Synagapetus iridipennis* kann Otter (1989, siehe Anhang 1.17) 5 Larvenstadien wahrscheinlich machen.

3.4.4.2 Bau und Hydrodynamik der Larvengehäuse

Beschreibungen zum Bau der Larvengehäuse liegen für *Synagapetus iridipennis* von Bohle & Fischer (1983), für *Agapetus fuscipes* von Hansell (1968) und Anderson & Bourne (1974) vor. Bohle & Fischer (1983) vergleichen Entstehung und Struktur der Larven- und Puppengehäuse einiger Glossosomatidenarten.

Für den Saum des *Synagapetus*- Gehäuses (Bohle & Fischer 1983) als auch für die Bodenklappen (Fischer 1916, Krawany 1932) wird ein Einfluss auf die hydrodynamischen Eigenschaften des Gehäuses vermutet. Bei starker Strömung kann von Bohle und Fischer (1983) eine beschleunigte Reparatur des zuvor entfernten Randsaums beobachtet werden.

Eine besonders effektive Nutzung geringer Restströmung kann Latzel (zitiert nach Bohle, 1995 b) für *Synagapetus*-Gehäuse nachweisen. Danach fungieren bei niedriger Strömung die beiden oben gelegenen Ventilationsöffnungen als Ein- bzw. Ausströmungsöffnungen. Bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten wird durch beide Öffnungen Wasser abgesaugt, wodurch unterhalb des Randsaumes Wasser in das Gehäuse nachströmt.

3.4.4.3 Ernährungsweise

Konsumenten lassen sich nach Cummins (1973, 1974), Cummins & Klug (1979) sowie Merritt & Cummins (1984) funktionellen Ernährungstypen zuordnen. Auf Grundlage der Morphologie der Mundwerkzeuge, des Fressverhaltens und den Futterressourcen kategorisiert Moog (1995) die zu untersuchenden Arten mit Hilfe einer 10-Punkteverteilung (vgl. Kapitel 3.2.2). Danach lassen sich alle drei Glossosomatiden-

arten dem Ernährungstyp „Weidegänger“ (8 Punkte) sowie in geringem Umfang dem Typ „Detritusfresser“ (2 Punkte) zuordnen. Schmedtje & Colling (1996) bestätigen die Einstufung für beide *Synagapetus*-Arten. Für *Agapetus fuscipes* wird hingegen eine geringfügig höhere Bedeutung des Detritusanteils (3 Punkte) angegeben.

Die langen meißelförmigen Mandibeln zeichnen Glossosomatiden als typische Weidegänger aus (Castro 1975, Arens 1989, 1990, Becker 1990, 1994). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Mundwerkzeuge von *Synagapetus iridipennis* finden sich in Gunia (1997, siehe Anhang 1.11).

Darminhaltsanalysen an Larven von *Agapetus fuscipes* belegen einen hohen Anteil an Diatomeen am Nahrungsspektrum. Darüber hinaus werden fädige Grünalgen konsumiert (Dittmar 1955).

Verglichen mit anderen Weidegängern kann Becker (1990, 1994) für *Agapetus fuscipes* einen hohen Anteil an Detritus in der Nahrung feststellen. Auch Iversen (1988) bestätigt die Bedeutung dieser Nahrungsressource.

Otter (1989, siehe Anhang 1.18) liefert Anhaltspunkte für die Nahrungszusammensetzung von *Synagapetus iridipennis*. Die Art nimmt danach vor allem Diatomeen, Cyanophyceen und Chlorophyceen auf. Eine Bevorzugung für Diatomeen scheint vorzuliegen. Hingegen stellt Gunia (1997, siehe Anhang 1.12) einen hohen Anteil an Cyanophyceen in der Nahrung auf Grundlage von Darminhaltsuntersuchungen fest. Der Autor kann keine Unterschiede zwischen den Arten in der Nahrungszusammensetzung feststellen. Jedoch ändert sich die Nahrungszusammensetzung in Abhängigkeit vom Angebot saisonal erheblich. Eine starke trophische Nischenüberlappung, wie sie von Becker (1994) für die Weidegänger *Agapetus fuscipes* und *Silo pallipes* beschrieben wird, macht Gunia (siehe Anhang 1.12) für die zu untersuchenden Arten wahrscheinlich.

4 Teil I: Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten

4.1 Einleitung

Zur Charakterisierung der Arten wird im ersten Teil der Untersuchung die regionale Verbreitung auf der Landschaftsebene in den Mittelpunkt gestellt. Ziel ist es dabei, eine Beschreibung der Besiedlungsmuster der drei Arten in einem geologisch differenzierten Gebiet mit unterschiedlichen Fließgewässertypen vorzunehmen. Darüber hinaus sollen die Lebensräume der Arten, also die Quellbäche, möglichst detailliert beschrieben werden.

Zur Charakterisierung der regionalen Verbreitungsmuster der Arten wird neben dem Vorkommen der Arten auch deren Besiedlungsdichte erfasst. Die Charakterisierung der Untersuchungsgewässer findet u.a. über die Beschreibung von Geologie, Höhenlage, Vegetation, Gewässerstruktur, Wasserführung sowie Messung der wesentlichen wasserchemischen Parameter statt.

Im Auswertungsschritt werden Beziehungen zwischen dem Vorkommen und der Besiedlungsdichte auf der einen und den lebensraumcharakterisierenden Parametern auf der anderen Seite untersucht. Es werden jene Parameter analysiert, die zur Erklärung der Besiedlung beitragen können, wodurch die Charakterisierung der regionalen Verbreitung in eine ökologische Nischenbeschreibung der Arten überführt werden kann.

Für den Versuchsteil werden folgende Arbeitshypothesen formuliert:

Arbeitshypothesen zu Teil 1: Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten.

Arbeitshypothesen

Die Arten unterscheiden sich in ihrer regionalen Verbreitung

Die Arten unterscheiden sich in ihren Lebensraumansprüchen

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Die Auswahl des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet wird nach folgenden Kriterien ausgewählt:

Damit eine möglichst große Vielfalt an Quellbachtypen (Haase 1999) hinsichtlich Chemismus, Struktur und Abflussverhalten in die Untersuchung mit einbezogen werden kann, wird die Größe und Lage des Areals unter besonderer Berücksichtigung der Geologie festgelegt. Es soll nach Möglichkeit ein Spektrum von Fließgewässern auf devonischen und karbonischen Gesteinen des Schiefergebirges, als untere Abteilung des Buntsandsteins der Trias bis hin zu basaltisch geprägten Gewässern des Tertiär in der Untersuchung dargestellt werden.

Diese Bedingung kann mit dem in Kapitel 2.1 charakterisierten Landschaftsausschnitt erfüllt werden. Das Untersuchungsareal hat eine Ausdehnung von 70 mal 66 km und somit eine Gesamtgröße von 4620 km².

4.2.2 Die Auswahl der Untersuchungsgewässer

Ziel ist es, eine möglichst homogene Verteilung der Gewässer innerhalb des Untersuchungsareals zu realisieren. Im Rahmen von Voruntersuchungen werden Quellbäche im gesamten Untersuchungsareal besucht und auf deren Eignung für die Untersuchung hin geprüft. Wichtigstes Kriterium stellt dabei die Naturnähe der Quellen und Quellbäche dar. Gewässer mit Fischteichbewirtschaftung, intensiven Fichtenaufforstungen, längeren verrohrten Abschnitten, deutlichen Siedlungseinflüssen oder sonstigen strukturellen Defiziten wie etwa Begradigungen oder Uferverbau werden bei der Untersuchung nicht berücksichtigt.

Das Vorkommen mindestens einer der zu untersuchenden Glossosomatidenarten stellt kein Kriterium für die Auswahl der Gewässer dar. So können auch das Vorkommen ausschließende Bedingungen bei der Untersuchung berücksichtigt werden. Im Untersuchungsgebiet werden unter Verwendung der oben genannten Kriterien 67 Untersuchungsgewässer ausgewählt.

4.2.3 Die Auswahl der Untersuchungsstellen

Die exakte Untersuchungsstelle im Gewässerlängsverlauf wird durch Begehung des Gewässers ausgewählt. Dabei ist die maximal beobachtete Larvendichte beim Abgehen des Gewässers ausschlaggebend für die Festlegung. Sofern keine Individuen der zu untersuchenden Arten im Gewässer vorgefunden werden, wird ein für das Gewässer charakteristischer Abschnitt im Übergangsbereich zwischen Hypokrenal und Epirhithral ausgewählt.

4.2.4 Die Festlegung des Untersuchungszeitraumes

Um die Gewässer vergleichend charakterisieren zu können, finden die Untersuchungen in enger zeitlicher Folge statt. So werden sämtliche Gewässer in der Zeit vom 05.04. bis zum 14.04.2000 angefahren und nach einheitlicher Methode besammelt und untersucht. In diesem Zeitraum herrscht eine - abgesehen von geringen und vereinzelt Niederschlägen - stabile Wetterlage mit Tagestemperaturen zwischen 6,1 und 14°C.

Jahreszeitlich gestattet der Untersuchungszeitraum das Sammeln fast verpuppungsreifer und somit gut bestimmbarer Larven.

4.2.5 Die Charakterisierung des Abflussverhaltens

Um das Abflussverhalten der Gewässer bei der Untersuchung mit berücksichtigen zu können, wird eine schriftliche Umfrage bei den zuständigen Forstämtern durchgeführt. Allen beteiligten Forstämtern wird ein Fragebogen mit der Bitte um Beantwortung unter Einbeziehung der zuständigen Revierförstereien zugeschickt. Diese Methode wird gewählt, da sie die einzige Möglichkeit darstellt, die nachfolgenden Parameter auf einer Fläche dieser Größe zu ermitteln. Darüber hinaus können so Beobachtungszeiträume abgedeckt werden, die in der Regel deutlich länger als jene einer Untersuchung sind. Mit Hilfe der Umfrage wird für die Untersuchungsabschnitte an den Gewässern die Austrocknungsfrequenz, die Austrocknungsdauer sowie die Austrocknungsintensität (in Anlehnung an Schellenberg et al. 1994) erfragt. Um die Ergebnisse der Befragung vergleichen zu können, wird zur Beantwortung der Fragen eine jeweils vierstufige Skala (vgl. Tabelle 7) entwickelt. Da sich sämtliche Forstämter an der Umfrage beteiligen, liegt hinsichtlich der Abflusscharakterisierung ein vollständiger Datensatz vor.

Zu einem Teil der Untersuchungsgewässer liegen bereits detaillierte Kenntnisse zum sommerlichen Abflussverhalten vor. Diese Kenntnisse werden zur stichprobenartigen Überprüfung der Angaben und damit zur Verifizierung eingesetzt.

4.2.6 Die Charakterisierung der Untersuchungsgewässer

Die Tabelle 7 enthält Informationen zur Methodik der Datenerhebung. Zusätzlich findet eine fotografische Dokumentation der Untersuchungsstellen statt.

Tabelle 7: Zusammenstellung der zur Charakterisierung der Untersuchungsstellen erfassten Parameter, der verwendeten Untersuchungsmethodik sowie verwendeten Kodierungen bzw. Einheiten.

<i>Parameter</i>	<i>Methode</i>	<i>Kode bzw. Einheit</i>
Geologie	Entnommen aus der Geologischen Übersichtskarte des Landes Hessen 1:300 000	siehe Tabelle 8
Höhe über Meeresspiegel	Topographische Karte 1:25000	m. ü. NN
Uferbewuchs	Ansprache im Gelände	1: Wald 2: Lichtung / Kahlschlag 3: Waldrand 4: Gehölzsaum 5: Wiese ohne Galerie
Gehölzart	Ansprache im Gelände	1: <i>Fagus sylvatica</i> L. (Rotbuche) 2: <i>Quercus robur</i> L. / <i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl. (Stiel- und Traubeneiche) 3: <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. (Schwarze Erle) 4: <i>Fraxinus excelsior</i> L. (Gemeine Esche) 5: <i>Corylus avellana</i> L. (Gemeine Hasel) 6: <i>Crataegus spec.</i> L. (Weißdorn) 7: <i>Carpinus betulus</i> L. (Hainbuche) 8: <i>Salix spec.</i> L. (Weide) 9: <i>Picea abies</i> (L.) Karst. (Fichte) 10: <i>Larix decidua</i> Mill. (Lärche) 11: <i>Pinus spec.</i> L. (Kiefer) 12: <i>Sambucus spec.</i> L. (Holunder)
Gewässerbreite	Geländemessung an fünf Profilen (Abstand: jeweils Fünffaches der Gewässerbreite)	cm
Gewässertiefe	Tiefste Stelle an fünf Profilen (Abstand: jeweils Fünffaches der Gewässerbreite)	cm
Sohlerosion	Ansprache im Gelände	0: keine 1: leicht 2: vorhanden 3: stark ausgeprägt

Grundsubstrat	Abschätzung der Anteile des Substrates in Prozent	Totholz Detritus Steine >10cm Steine 5-10 cm Steine 1-5 cm Steine <1cm Schluffiges Substrat Grobes pflanzliches Material
Strömung	Sohnnahe Messung in der Gewässermitte an fünf Profilen (Abstand: jeweils Fünffaches der Gewässerbreite) MiniAir 20; Fa. Schiltknecht Messtechnik AG; Gossau / Schweiz; Mittel-, Maximum- und Minimumwerte aus 6-sekündigem Messintervall	m/s
Austrocknungsfrequenz	Umfrage bei den zuständigen Forstämtern (vgl. Kapitel 4.2.5)	0: Gewässer trocknet nie aus 1: Austrocknung erfolgt sehr selten 2: Austrocknung erfolgt alle paar Jahre 3: Austrocknung erfolgt jährlich
Austrocknungsdauer	Umfrage bei den zuständigen Forstämtern (vgl. Kapitel 4.2.5)	0: Es findet keine Austrocknung statt 1: Austrocknung dauert einige Tage 2: Austrocknung dauert einige Wochen 3: Austrocknung dauert einige Monate
Austrocknungsintensität	Umfrage bei den zuständigen Forstämtern (vgl. Kapitel 4.2.5)	0: Abfluss in den Sommermonaten nicht reduziert 1: Abfluss in den Sommermonaten deutlich reduziert aber vorhanden 2: Abfluss in den Sommermonaten nur noch aus Rinnsalen bestehend 3: Vollständige Austrocknung des Abschnitts
Abundanzklasse	Abschätzung der Individuenzahlen unter Verwendung folgender Abundanzzahlen (Mauch et al. 1990)	1: 1-2 Ind./m ² 2: 3-5 Ind./m ² 3: 6-10 Ind./m ² 4: 11-30 Ind./m ² 5: 31-151 Ind./m ² 6: 151-500 Ind./m ² 7: 500-1000 Ind./m ² 8: > 1000 Ind./m ²
Dominanz der Art	Fang von 30 Glossosomatiden pro Probe- stelle und anschließende Artdetermination im Labor	Angabe in Prozent (%)
Lufttemperatur	Geländemessung	°C
Wassertemperaturmessung	Geländemessung	°C
Elektrische Leitfähigkeit	Geländemessung Firma WTW; LF 340	µS/cm
Sauerstoffgehalt	Geländemessung Firma WTW; Oxi 320	mg/l; %
pH-Wert	Geländemessung Feld-pH-Meter; Firma Hanna-Instruments pHep HI 98107	

Gesamthärte	Laborbestimmung Firma Merck Nr. 1.08011; Methode: titrimetrisch	°dH
Calciumgehalt	Laborbestimmung Firma Merck Nr. 1.08011; Methode: titrimetrisch	mg/l
Eisengehalt (Fe^{2+} u. Fe^{3+})	Laborbestimmung Firma Merck Nr. 8023; Methode: 2,2 Bipyridin	mg/l
Chloridgehalt	Laborbestimmung Firma Merck Nr. 114753; Methode: kolorimetrisch	mg/l
Ortho-Phosphat-P	Photometrische Bestimmung im Labor: Autoanalyser (Fa. Technicon); Nachweisgrenze 10 µg/l	µg/l
Ammonium-N	Photometrische Bestimmung im Labor: Autoanalyser (Fa. Technicon); Nachweisgrenze 10 µg/l	µg/l
Nitrit-N	Photometrische Bestimmung im Labor: Autoanalyser (Fa. Technicon); Nachweisgrenze 10 µg/l	µg/l
Nitrat-N	Photometrische Bestimmung im Labor: Autoanalyser (Fa. Technicon); Nachweisgrenze 50 µg/l	µg/l

Die geologische Charakterisierung der Untersuchungsgewässer und die damit verbundene Zuordnung der Gesteinsart erfolgt mit Hilfe der geologischen Übersichtskarte des Landes Hessen (1:300 000) (Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie 1990).

Tabelle 8: Zusammenstellung zur Charakterisierung der geologischen Verhältnisse sowie der anzutreffenden Gesteine im Untersuchungsgebiet.

Abkürzung	Gestein	Abteilung	System
dzo	Tonschiefer, Flaserschiefer, Sandstein, Grauwacke, Kalkstein	Unter-	Devon
dm	Tonschiefer, Sandstein, Quarzit	Mittel-	Devon
de	Tonschiefer, Quarzit, Grauwackensandstein	Mittel-	Devon
do	Tonschiefer, Sandstein, Grauwacke, Quarzit, Kalkstein	Ober-	Devon
cd	Tonschiefer, Kieselschiefer, Grauwacke, Kalkstein, Konglomerat	Unter-	Karbon
cd/tg	Tonschiefer, Grauwacke, Konglomerat, Kalkstein	Unter-	Karbon
z	Dolomitstein/Kalkstein, Konglomerat, Gips, Tonstein, Sandstein	Ober- (Zechstein)	Perm
Su	Sandstein, z.T. mit Geröllen; Ton-Schluffstein	Untere- (Unterer Buntsandstein)	Trias
Sm	Sandstein, z.T. mit Geröllen; Ton-Schluffstein	Untere- (Mittlerer Buntsandstein)	Trias
So	Ton-Schluffstein, Mergelstein, Gipsstein, Quarzit, Platten-sandstein	Untere- (Oberer Buntsandstein)	Trias
olo	Ton-Schluff, Sand-Kies, Braunkohle	Alt- (Oligozän)	Tertiär
Mi	Ton-Schluff, Sand-Kies, Quarzit, Kalkstein, Tuffit, Braunkohle	Jung- (Miozän)	Tertiär
.v	Basaltische Gesteine, vorwiegend Alkalibasalt und Tholeiischer Basalt		Tertiär

4.2.7 Anmerkungen zur statistischen Auswertung

Ziel dieses Untersuchungsteils ist zum einen die Charakterisierung der drei zu untersuchenden Arten, zum anderen sollen jene abiotischen Parameter identifiziert werden, die die Verbreitung der Arten am stärksten beeinflussen.

Die Charakterisierung der Arten erfolgt durch die Angabe gewichteter Mittelwerte⁴ sowie der Standardabweichung in tabellarischer Form. Für einen Teil der Parameter ist die Betrachtung der Besiedlung extremer Ausprägungen besonders bedeutsam. In solchen Fällen werden die Minimum- und Maximumwerte ebenfalls angegeben.

Um den Einfluss der Parameter auf das Vorkommen und die Besiedlungsdichte abschätzen zu können, werden in den Tabellen Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman und Kendall⁵ mit den zugehörigen Irrtumswahrscheinlichkeiten angegeben.

Der Korrelationskoeffizient bietet ein Maß, um die Stärke eines Zusammenhangs zwischen zwei Variablen zu beurteilen. Er macht keine Angaben zur Art dieses Zusammenhangs.

Um diesen aufzuklären, werden im Anschluss an die Einzelparameterbetrachtung zwei multivariate Verfahren eingesetzt.

Beim ersten Verfahren handelt es sich um eine Hauptkomponentenanalyse. Dieses Verfahren leitet sich unmittelbar von der Faktorenanalyse ab, wobei aus einer standardisierten Korrelationsmatrix sogenannte Eigenvektoren und deren Ladungen veranschaulicht werden können. Die Vektoren werden dazu in zweidimensionaler Form in einem Koordinatensystem dargestellt, dessen Achsen von den beiden Komponenten mit den höchsten Eigenwerten gebildet werden (Hauptkomponenten). Für diese wird der Eigenwert und die aufgeklärte Varianz angegeben.

Beim zweiten angewendeten Verfahren handelt es sich um eine besondere Form der multiplen Regression, die sogenannte Hierarchische Partitionierung (Mac Nally 2002). Bei der multiplen Regression werden Koeffizienten einer Gleichung abgeschätzt, die die Art eines Zusammenhangs zwischen einer abhängigen und mehreren unabhängigen Variablen darstellt. Der Einfluss der unabhängigen Variablen untereinander bleibt dabei unberücksichtigt. Die Hierarchische Partitionierung unterscheidet nun zwischen dem Einfluss jeder unabhängigen Variablen als solcher (independent) und jenem Einfluss, der durch die Wirkung auf andere unabhängige Variablen verursacht wird (joint). Der Einfluss jeder Variablen wird als Prozentzahl der gesamten erklärten Varianz für jede unabhängige Variable dargestellt. Der „independent“-Effekt wird mittels eines Permutationstests auf Signifikanz geprüft.

Die Summe der erklärten Varianzen setzt sich aus dem unabhängig wirkenden Anteil (independent) und dem über andere Variablen wirkenden Anteil (joint) zusammen und beträgt stets 100%.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Die regionale Verbreitung der Arten

In Abbildung 6 bis Abbildung 8 ist die regionale Verbreitung der drei untersuchten Arten dargestellt. Betrachtet man zunächst die Stetigkeit im Vorkommen der Arten, so kann festgestellt werden, dass *Agapetus fuscipes* in 43 der insgesamt 67 unter-

⁴ Gewichtung durch Multiplikation mit der Abundanz im jeweiligen Untersuchungsgewässer.

⁵ Der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall ist bei ordinalskalierten und nicht-normalverteilten intervallskalierten Variablen anzuwenden.

suchten Gewässern vorkommt, was einem Prozentsatz von 66,2 % entspricht. Beide *Synagapetus*-Arten kommen im Vergleich hierzu in deutlich weniger Gewässern vor. So ist *Synagapetus moselyi* immerhin noch in etwa jedem zweiten Gewässer (34 Gewässer; 50,7%), *Synagapetus iridipennis* jedoch nur in 27 Gewässern (40,9%) anzutreffen. In 15 Gewässern kommt keine der untersuchten Arten vor.

Tabelle 9: Anzahl der Gewässer, die von einer oder von mehreren Arten besiedelt sind. Insgesamt werden 67 Gewässer untersucht.

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>
Besiedelte Gewässer	43	34	27
in Prozent %	66,2	50,7	40,9
Aga. fus. und Syn. mos.	5		
Syn. mos. und Syn. iri.		3	
Aga. fus. und Syn. iri.		<= 2 =>	
Alle drei Arten	22		

Flächig betrachtet weist *Agapetus fuscipes* die homogenste Verbreitung auf. Ein größerer Bereich ohne Vorkommen findet sich nur zwischen Hochwert 5640 und 5660 und Rechtswert 3470 und 3500. In diesem Bereich werden 7 Gewässer von der Art nicht besiedelt. Es handelt sich hierbei im wesentlichen um Gewässer des Burgwaldes. Die übrigen nicht besiedelten Gewässer sind mehr oder minder zufällig verteilt.

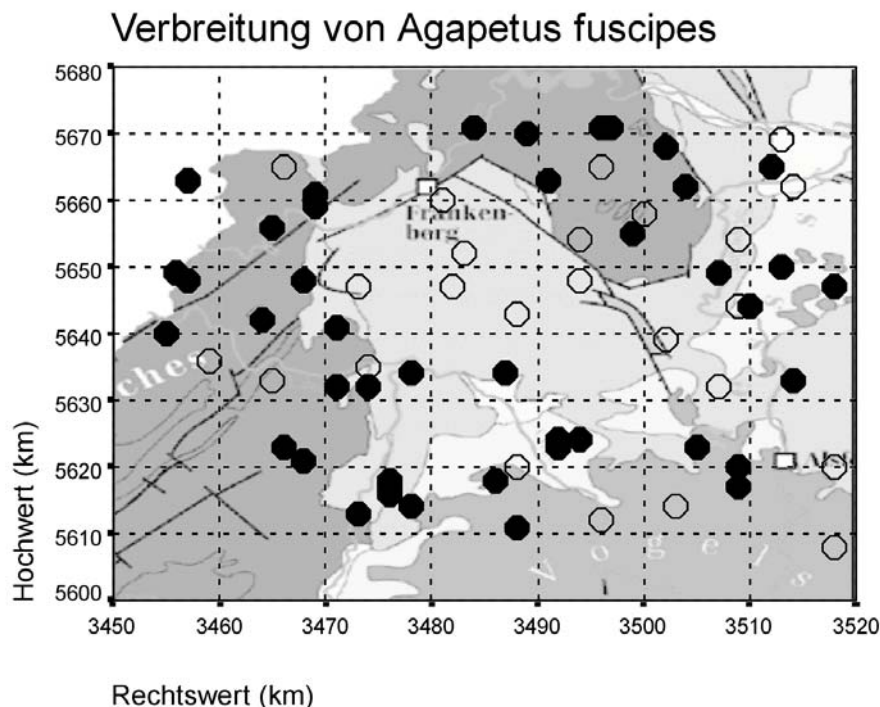


Abbildung 6: Regionale Verbreitung von *Agapetus fuscipes* im Untersuchungsgebiet. Die schwarzen Punkte symbolisieren das Vorkommen, nicht ausgefüllte Kreise das Nicht-Vorkommen im Untersuchungsgewässer.

Das regionale Verbreitungsmuster von *Synagapetus moselyi* ähnelt dem von *Agapetus fuscipes*. Neben den auch von *Agapetus fuscipes* nicht besiedelten Gewässern des Burgwaldes wird von *Synagapetus moselyi* auch der Vogelsberg nicht besiedelt. Eine Ausnahme machen hier einige Gewässer des Vogelsbergvorlandes.

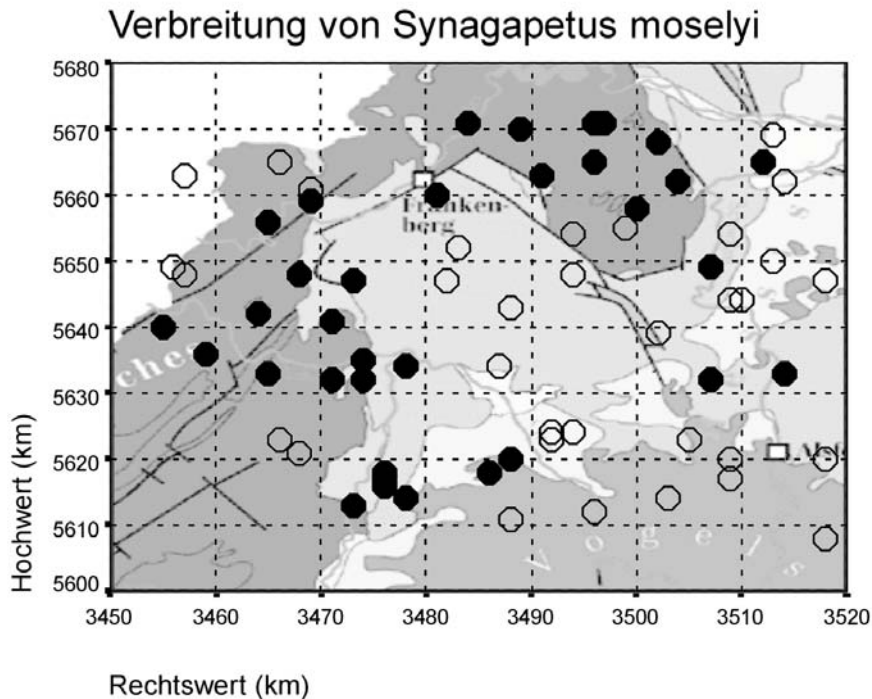


Abbildung 7: Regionale Verbreitung von *Synagapetus moselyi* im Untersuchungsgebiet. Die schwarzen Punkte symbolisieren das Vorkommen, nicht ausgefüllte Kreise das Nicht-Vorkommen im Untersuchungsgewässer.

Besonders deutliche Einschränkungen im Vorkommen zeigt *Synagapetus iridipennis*. Von dieser Art wird der gesamte Bereich des Burgwaldes, des Neustädter Sattels sowie des Vogelsberges nicht besiedelt. In den übrigen Bereichen zeigt die Art hohe Stetigkeit im Vorkommen.

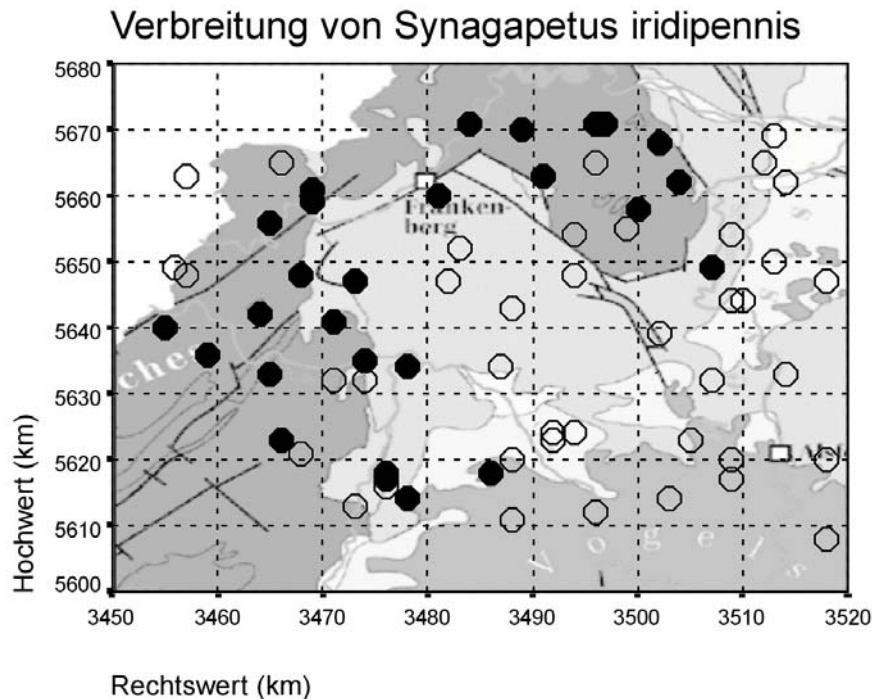


Abbildung 8: Regionale Verbreitung von *Synagapetus iridipennis* im Untersuchungsgebiet. Die schwarzen Punkte symbolisieren das Vorkommen, nicht ausgefüllte Kreise das Nicht-Vorkommen im Untersuchungsgewässer.

In insgesamt 22 Gewässern, also 33%, kommen alle drei untersuchten Arten gemeinsam vor.

In den nachfolgenden Auswertungsschritten werden die Abundanzen (Individuen einer Art pro Quadratmeter Bachfläche) berücksichtigt. Um die Besiedlung der Gewässer durch die drei untersuchten Arten miteinander vergleichen zu können, wird eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt, deren Ergebnis in Abbildung 9 dargestellt ist. Dabei finden ausschließlich die Abundanzen der drei Arten in den 67 Untersuchungsgewässern Berücksichtigung. Eine Besiedlung gleicher oder ähnlicher Gewässer mit gleichen oder ähnlichen Abundanzen würde zu einer gleichen oder ähnlichen Richtung und Länge der Vektoren führen.

Das Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse verdeutlicht, dass die Besiedlung der Untersuchungsgewässer durch die Art *Synagapetus iridipennis* jener von *Synagapetus moselyi* ähnelt. Zur Besiedlung der Gewässer durch die Art *Agapetus fuscipes* bestehen hingegen deutliche Unterschiede.

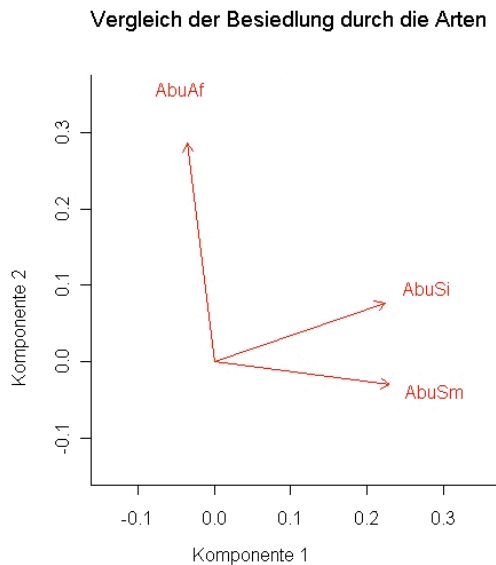


Abbildung 9: Dargestellt ist das Ergebnis einer Hauptkomponentenanalyse. Es werden die Abundanzen der drei Arten in den 67 Untersuchungsgewässern miteinander verglichen. Durch die zweidimensionale Darstellungsform werden 73,6% der Gesamtvarianz aufgeklärt, wobei die erste Komponente 39,8, die zweite 33,6% der Varianz erklärt.

4.3.2 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Geologie

Um zu statistisch vergleichbaren Gruppengrößen zu gelangen, werden geologische Abteilungen zu sogenannten Systemen (Tabelle 8) zusammengefasst. Der Einfluss der Geologie auf eine Vielzahl, die Besiedlung der Gewässer potenziell beeinflussender Parameter, wird in Kapitel 2.1 erläutert.

Abbildung 10 stellt den Zusammenhang zwischen Besiedlungsdichte und Geologie dar, Tabelle 10 fasst die der Grafik zugrunde liegenden Ergebnisse zusammen. Es lässt sich feststellen, dass die Art *Agapetus fuscipes* in allen untersuchten geologischen Systemen anzutreffen ist. Die mittleren Abundanzen sind dabei für Gesteine des Tertiär (vorwiegend basaltische Gesteine) mit durchschnittlich 274,44 Tieren pro Quadratmeter am höchsten, für Gesteine der Trias (unterer, mittlerer und oberer Buntsandstein) mit durchschnittlich 59,41 Tieren pro Quadratmeter am niedrigsten. Die Unterschiede für die verglichenen Systeme sind nicht signifikant (vergleiche Tabelle 10).

Ganz anders verhält es sich bei den beiden *Synagapetus* Arten. Während *Synagapetus moselyi* noch in allen untersuchten Systemen nachzuweisen ist, gilt dies bei *Synagapetus iridipennis* nur für devonische und karbonische Gesteine. Beide Arten erreichen auf karbonischen Gesteinen ihre Abundanzmaxima. Bei beiden unterscheiden sich die Abundanzen in Abhängigkeit von der Geologie auf höchstem Signifikanzniveau.

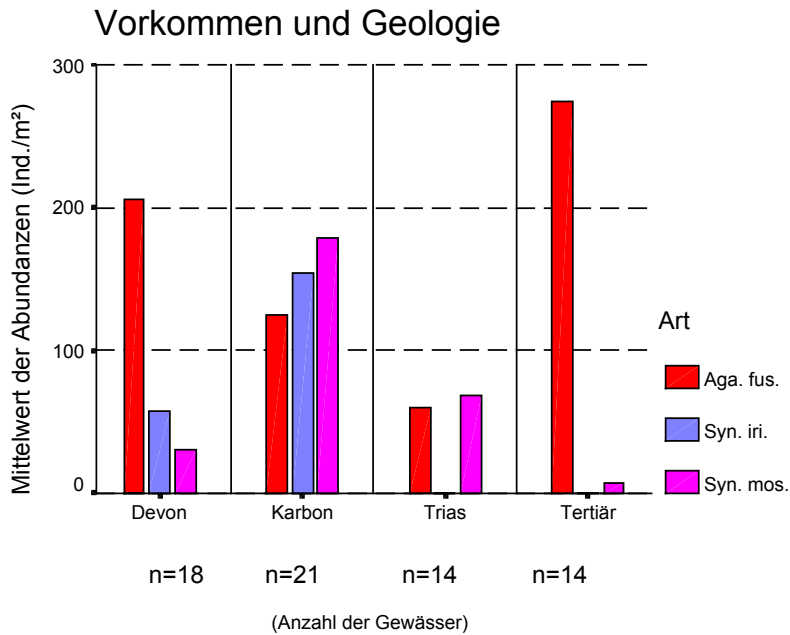


Abbildung 10: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Geologie.

Tabelle 10: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Geologie.
(H-Test nach Kruskal und Wallis; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>				<i>Synagapetus iridipennis</i>				<i>Synagapetus moselyi</i>			
Geologie	Devon	Karbon	Trias	Tertiär	Devon	Karbon	Trias	Tertiär	Devon	Karbon	Trias	Tertiär
Anzahl der Gewässer (n)	18	21	14	14	18	21	14	14	18	21	14	14
Mittelwert d. Abundanzen (Ind./m²)	206,03	124,87	59,41	274,44	57,31	153,90	0,06	0,16	30,43	179,13	68,67	7,40
Mittlerer Rang	36,78	38,83	21,57	35,61	39,22	46,24	21,43	21,50	32,94	50,67	21,71	22,64
Chi-Quadrat	7,72				26,36				29,23			
Freiheitsgrade df	3				3				3			
Signifikanz (p)	0,052 (-)				< 0,001 (***)				< 0,001 (***)			

4.3.3 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Höhenlage

Im Folgenden werden zur grafischen Darstellung Boxplot-Diagramme verwendet⁶. Die Darstellung erlaubt für intervallskalierte Variablen eine Charakterisierung des besiedelten Bereichs durch die jeweilige Art. Um eine Vergleichsmöglichkeit zu bieten, werden alle Werte der 67 Untersuchungsgewässer unabhängig vom Vorkommen, also ohne Gewichtung, links neben den Boxplots der Arten dargestellt. Somit kann ein Zustand sämtlicher Untersuchungsgewässer mit jenem der tatsächlich besiedelten Gewässer verglichen werden. Um den innerfamiliären Vergleich zu erweitern, wurden neben den drei untersuchten Arten auch Arten der Gattung *Glossosoma* bei der Auswertung berücksichtigt.

⁶ Dabei reicht die Box vom ersten bis zum dritten Quartil. Die waagerechte Linie in der Box charakterisiert den Median. Die beiden Markierungen außerhalb der Box charakterisieren die Lage des größten und kleinsten Messwertes sofern es sich nicht um Ausreißer handelt. Messwerte, die um mehr als drei Boxlängen ausserhalb liegen, werden als Sterne, solche, die um anderthalb Längen ausserhalb liegen, als Kreise dargestellt (Bühl & Zöfel 2000).

Abbildung 11 stellt das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Höhenlage dar. Tabelle 11 fasst die Ergebnisse zusammen. Alle drei Arten kommen in Höhenlagen zwischen 190 und 520 m ü NN vor. Hierin und auch in der Lage des Medians bestehen keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Arten. Nur eines der untersuchten Gewässer liegt höher als 520 m ü NN, keines unter 190 m. Somit ist fast das gesamte erfasste Höhenspektrum auch durch die drei Arten besiedelt. Das mittlere Vorkommen von *Agapetus fuscipes* kann mit 306,99 m ü NN für den Untersuchungsraum angegeben werden und liegt damit niedriger als das der *Synagapetus*-Arten. Für *Synagapetus moselyi* lässt sich ein mittleres Vorkommen für eine Höhenlage von 328,06 m ü NN, für *Synagapetus iridipennis* eines für eine Höhe von 334,25 m ü NN berechnen. Die geringe Bedeutung des Parameters „Höhenlage“ für die Besiedlung durch die Arten wird durch die niedrigen Korrelationskoeffizienten deutlich. Diese liegen zwischen $-0,15$ und $0,19^7$.

Deutliche Unterschiede ergeben sich jedoch im Vergleich mit den Arten der Gattung *Glossosoma*. Die Arten dieser Gattung kommen im Untersuchungsgebiet erst ab einer Höhe von 360 m ü NN vor. Sowohl *Glossosoma boltoni* als auch *Glossosoma conformis* besiedeln das mit 670 m ü. NN am höchsten gelegene Untersuchungs-gewässer.

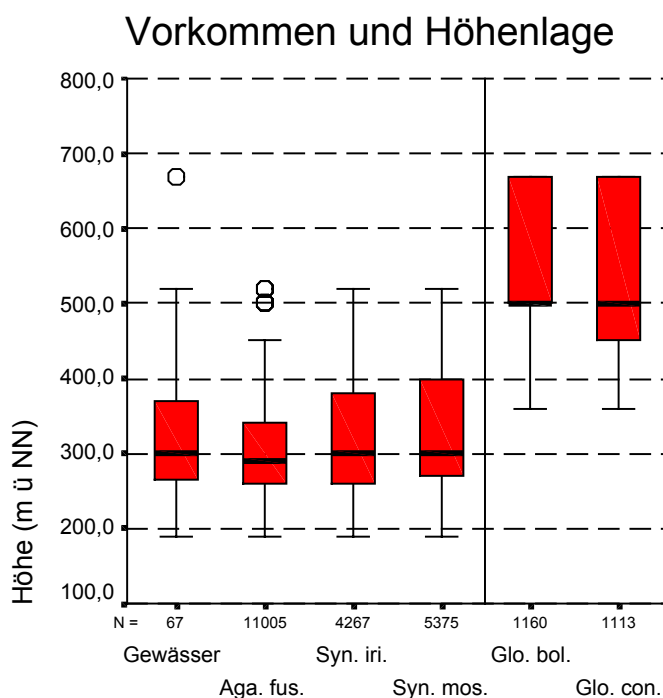


Abbildung 11: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Höhe (m ü. NN). Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet.

⁷ Nach Bühl & Zöfel sind zur Interpretation des Betrags von Korrelationskoeffizienten folgende Abstufungen üblich: bis 0,5: geringe Korrelation, bis 0,7: mittlere Korrelation, bis 0,9: hohe Korrelation, über 0,9: sehr hohe Korrelation.

Tabelle 11: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Höhe (m ü. NN).
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	<i>Gewässer</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11005	4267	5375
Mittelwert (M)	330,45	306,99	334,25	328,06
Min.-Max.	190-670	190-520	190-520	190-520
Standardabw. (SD)	95,89	72,44	81,31	80,49
Korrelationskoeffizient (r)		-0,15	0,19	0,06
Signifikanz (p)		0,23	0,12	0,61
		(-)	(-)	(-)

4.3.4 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Vegetation

Vergleicht man die Mittelwerte der Abundanzen der Arten in Abhängigkeit vom Uferbewuchs (Abbildung 12), so wird deutlich, dass im Untersuchungsgebiet beide *Synagapetus*-Arten ihre maximalen Dichten in Waldbächen erreichen. Auch in Waldrandlagen kommen beide Arten vor, jedoch bereits in deutlich niedrigeren Dichten. In Lichtungen oder in Arealen, die durch Kahlschläge geprägt sind, aber auch in Wiesenbächen mit Gehölzsaum kommen die Arten höchstens in ganz geringer Dichte vor. Der Bachtyp „Wiesenbach ohne Gehölzsaum“ ist in der Gewässerauswahl nur einmal vertreten und kann somit nicht in die Auswertung einbezogen werden.

Ganz anders das Bild für *Agapetus fuscipes*. Diese Art besiedelt zwar ebenfalls Waldbäche, erreicht ihre maximalen Dichten jedoch in Bächen der Waldrandlagen sowie in Bächen, die durch Lichtungen oder Kahlschläge fließen. Darüber hinaus kommt die Art auch in Bächen mit Gehölzsaum vor.

Durch die geringe Anzahl untersuchter Bäche der Gruppen Waldrand, Lichtung/Kahlschlag und Galeriewald ergeben sich für alle drei Arten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bewuchsformen (siehe Tabelle 12). Die hohen Chi-Quadrat-Werte für beide *Synagapetus*-Arten verdeutlichen dennoch die Unterschiede in den Besiedlungsdichten in Abhängigkeit von der Vegetation.

Auf eine Auswertung hinsichtlich des Vorkommens der Arten in Abhängigkeit von den Gehölzarten muss aufgrund teilweise zu kleiner Gruppengrößen verzichtet werden.

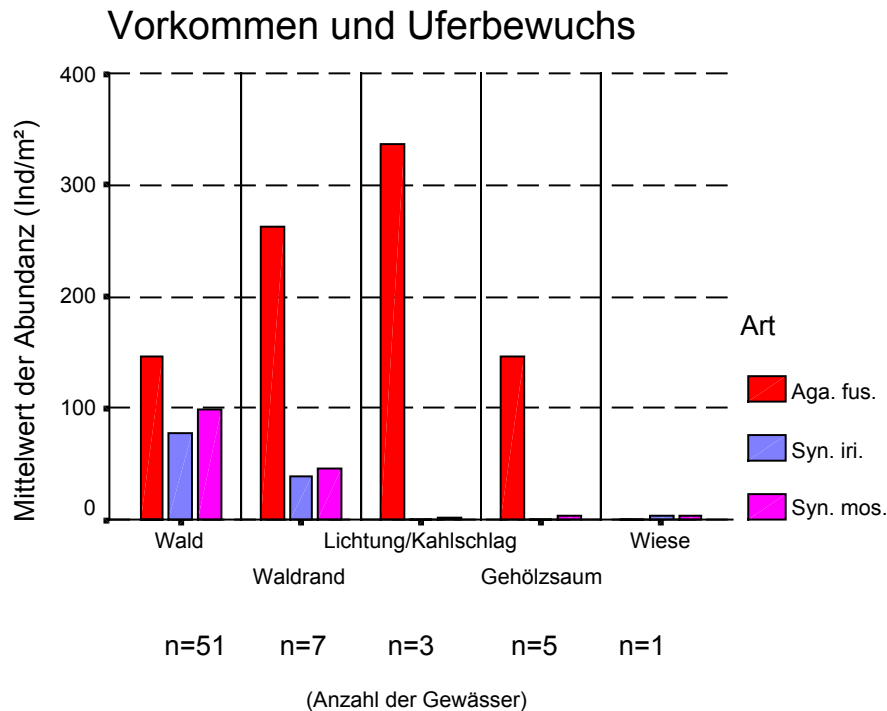


Abbildung 12: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit vom Uferbewuchs.

Tabelle 12: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit vom Uferbewuchs.
(H-Test nach Kruskal und Wallis; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>					<i>Synagapetus iridipennis</i>					<i>Synagapetus moselyi</i>				
Vegetation	Wald	Waldrand	Lichtung/ Kahlschlag	Gehölzsaum	Wiese	Wald	Waldrand	Lichtung/ Kahlschlag	Gehölzsaum	Wiese	Wald	Waldrand	Lichtung/ Kahlschlag	Gehölzsaum	Wiese
Anzahl der Gewässer (n)	51	7	3	5	1	51	7	3	5	1	51	7	3	5	1
Mittelwert d. Abundanzen (Ind./m²)	145,7	262,1	337,4	145,5	0,4	78,3	38,5	0,7	0	3,2	98,6	45,0	1,9	3,9	4,4
Mittlerer Rang	33,9	34,3	36,0	35,9	23,0	36,2	30,1	27,0	20,0	42,0	36,4	29,0	23,7	22,2	35,0
Chi-Quadrat	0,416					5,027					4,469				
Freiheitsgrade df	4					4					4				
Signifikanz (p)	0,981 (-)					0,285 (-)					0,346 (-)				

4.3.5 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerbreite und Tiefe

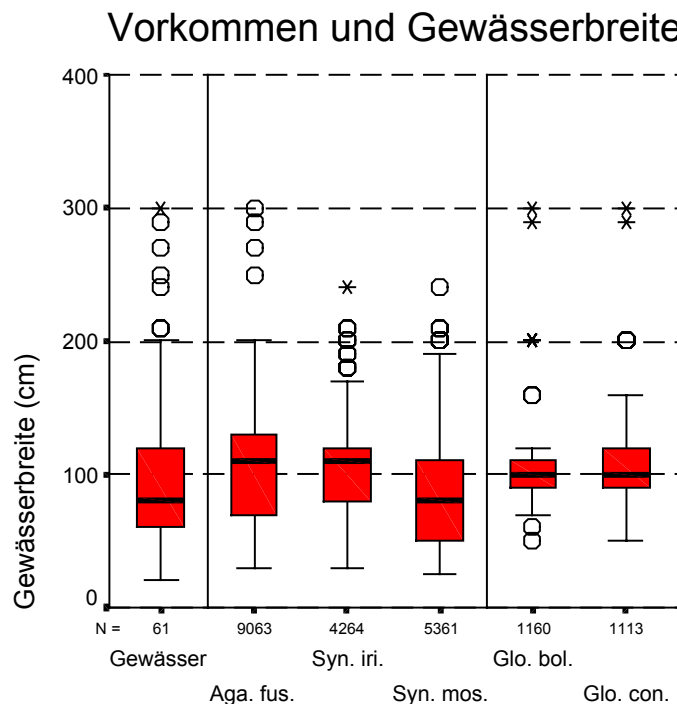
Die untersuchten Gewässer weisen eine Breite zwischen 0,2 und 3 m sowie eine gemessene maximale Wassertiefe zwischen 0,5 und 30 cm auf (vgl. Abbildung 13 sowie Tabelle 13).

Während beide *Synagapetus*-Arten in keinen Gewässern vorkommen, die breiter als 2,4 m sind, kann *Agapetus fuscipes* in bis zu 3 m breiten Untersuchungsgewässern nachgewiesen werden. Während sowohl *Agapetus fuscipes* als auch *Synagapetus*

iridipennis ihre mittleren Besiedlungsdichten in Gewässern aufweisen, die etwa 10 cm breiter als das untersuchte Durchschnittsgewässer (95,91 cm) sind, liegt dieser mittlere Wert für *Synagapetus moselyi* etwa 10 cm unter dem Durchschnittswert. Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten, korreliert die Besiedlungsdichte von *Agapetus fuscipes* mit 0,31 vergleichsweise deutlich positiv mit der Gewässerbreite.

Die festgestellte Tendenz wird auch durch die Betrachtung der mittleren Tiefen bestätigt. Auch hier besiedelt *Synagapetus moselyi* jene Gewässer mit der niedrigsten Tiefe (Mittelwert bei 4,08 cm). Für diese Art kann ein negativer Korrelationskoeffizient (-0,19; $p < 0,001$) zwischen Besiedlung und Gewässertiefe ermittelt werden. Es lassen sich für diesen Parameter auch Unterschiede zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* erkennen. Dabei liegt die mittlere Abundanz von *Synagapetus iridipennis* in Gewässern, die um etwa einen Zentimeter tiefer sind (5,92 cm) als jene durch *Agapetus fuscipes* besiedelten (4,94 cm).

Auffällig ist bei der Betrachtung der Gewässertiefe, dass *Agapetus fuscipes* als einzige untersuchte Art die gesamte Spanne der Tiefen zwischen 0,5 bis 30 cm besiedelt. Im Vergleich zu den untersuchten Arten, besiedelt sowohl *Glossosoma boltoni* als auch *Glossosoma conformis* im Mittel etwas tiefere Gewässer.



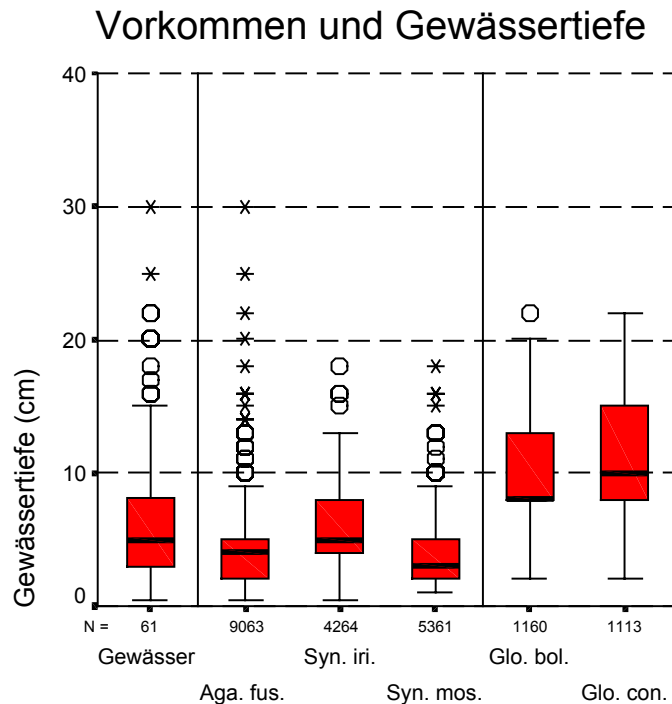


Abbildung 13: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerbreite und -tiefe. Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet.

Tabelle 13: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerbreite und -tiefe.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

Gewässerbreite	Gewässer	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	9061	4267	5370
Mittelwert (M)	95,91	106,36	107,10	85,14
Min.-Max. (cm)	20-300	30-300	30-240	25-240
Standardabw. (SD)	48,88	44,37	39,91	42,72
Korrelationskoeffizient (r)		0,31	0,13	0,03
Signifikanz (p)		<0,001	0,02	0,65
		(***)	(*)	(-)
Gewässertiefe				
Mittelwert (M)	6,38	4,94	5,92	4,08
Min.-Max. (cm)	0,5-30	0,5-30	0,5-18	1-18
Standardabw. (SD)	4,84	4,38	3,56	2,81
Korrelationskoeffizient (r)		-0,06	-0,12	-0,19
Signifikanz (p)		0,27	0,04	<0,001
		(-)	(*)	(***)

4.3.6 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Substratzusammensetzung

Die untersuchten Gewässer zeichnen sich während des Untersuchungszeitraumes durch einen hohen mineralischen Anteil aus. So erreichen sämtliche vier untersuchten Steinfraktionen im Durchschnitt eine Oberflächendeckung von über 15 %. Auch die Fraktion „Schluffiges Substrat“ liegt bei über 15 %. Die organischen Anteile „Totholz“ und „grob pflanzliches Substrat“ liegen im Durchschnitt mit 4,19 bzw. 4,97 % deutlich unter diesen Werten.

Betrachtet man die von *Agapetus fuscipes* besiedelten Gewässer, so fällt auf, dass sämtliche Substrate dort in ähnlichen Anteilen vorhanden sind. Größere Differenzen können hier nur für die Fraktion „Totholz“ ausgemacht werden: Von *Agapetus fuscipes* besiedelte Gewässer weisen einen Totholzanteil von 9,45 % im Vergleich zu 4,19 % im Durchschnitt auf. Die errechneten Korrelationskoeffizienten zwischen Besiedlung und Substrattyp sind insgesamt sehr niedrig. Die höchsten Korrelationen erreicht die Art zu den Substrattypen „Totholz“ (0,17; $p < 0,001$) und „Steine < 1cm“ (0,21; $p < 0,001$).

Für beide *Synagapetus*-Arten spielt der Anteil an mittelgroßen Steinen (Fraktionen „Steine 5-10 cm“ sowie „Steine 1-5 cm“) offensichtlich eine größere Rolle als für *Agapetus fuscipes*, was sich auch in den berechneten Korrelationskoeffizienten niederschlägt. So zeichnen sich die von *Synagapetus moselyi* besiedelten Bereiche durch einen Anteil von 25,24 % der Fraktion „Steine 5-10 cm“, die von *Synagapetus iridipennis* besiedelten gar durch einen Anteil von 33,1 % dieser Fraktion aus. Der Durchschnittswert für sämtliche Gewässer liegt bei 18,25 %, der von *Agapetus fuscipes* besiedelten Gewässer bei 16,96 %.

Eine vergleichsweise hohe Korrelation erreicht *Synagapetus moselyi* auch zur Fraktion „Steine < 1cm“ (0,23, $p < 0,001$).

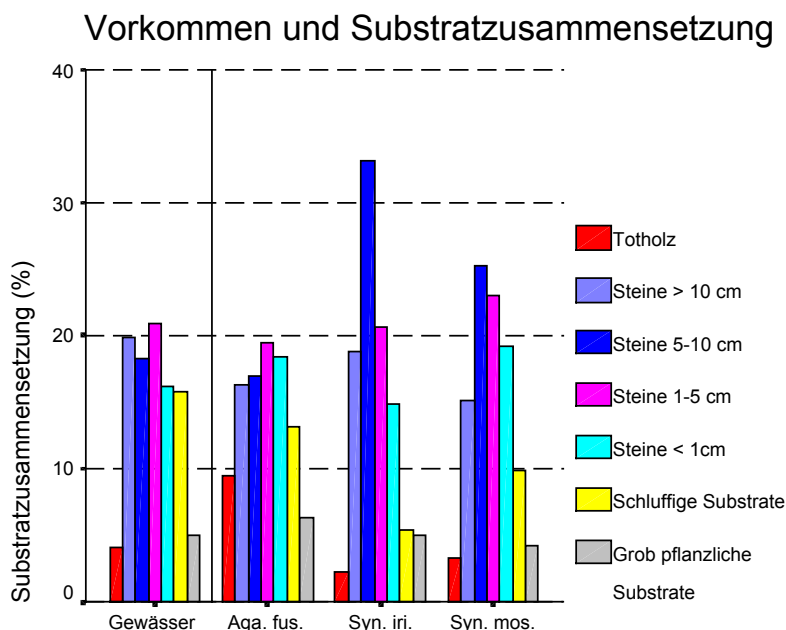


Abbildung 14: Durchschnittliche Substratzusammensetzung der Untersuchungsgewässer sowohl unabhängig als auch abhängig vom Vorkommen der Arten.

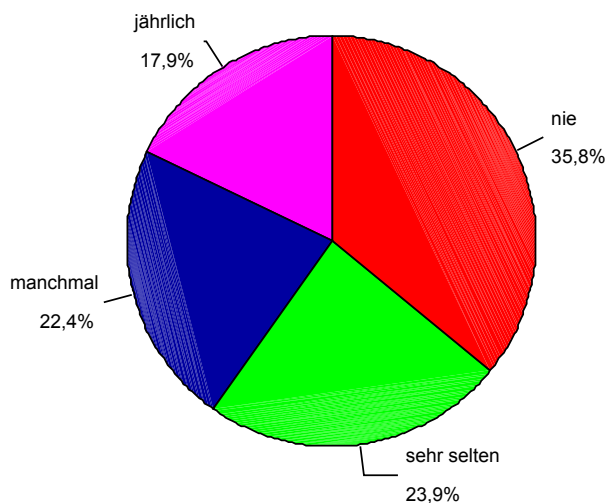
Tabelle 14: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Substratzusammensetzung.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

<i>Substrattyp</i>	<i>Gewässer</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11006	4277	5370
<i>Totholz</i>				
Mittelwert (M) (%)	4,19	9,45	2,27	3,3
Standardabw. (SD)	9,65	14,60	8,11	6,43
Korrelationskoeffizient (r)		0,17	-0,06	0,09
Signifikanz (p)		<0,001	0,25	0,09
		(***)	(-)	(-)
<i>Steine > 10 cm</i>				
Mittelwert (M) (%)	19,76	16,31	18,75	15,13
Standardabw. (SD)	27,64	24,51	22,73	20,47
Korrelationskoeffizient (r)		-0,07	-0,05	-0,09
Signifikanz (p)		0,23	0,35	0,09
		(-)	(-)	(-)
<i>Steine 5-10 cm</i>				
Mittelwert (M) (%)	18,25	16,96	33,10	25,24
Standardabw. (SD)	21,84	19,78	24,76	24,51
Korrelationskoeffizient (r)		0,06	0,20	0,16
Signifikanz (p)		0,25	<0,001	<0,001
		(-)	(***)	(***)
<i>Steine 1-5 cm</i>				
Mittelwert (M) (%)	20,85	19,53	20,61	23,08
Standardabw. (SD)	22,27	21,25	17,57	20,15
Korrelationskoeffizient (r)		0,10	0,18	0,19
Signifikanz (p)		0,07	<0,001	<0,001
		(-)	(***)	(***)
<i>Steine < 1 cm</i>				
Mittelwert (M) (%)	16,09	18,37	14,93	19,16
Standardabw. (SD)	19,97	19,42	15,97	17,91
Korrelationskoeffizient (r)		0,21	0,17	0,23
Signifikanz (p)		<0,001	<0,001	<0,001
		(***)	(***)	(***)
<i>Schluffiges Substrat</i>				
Mittelwert (M) (%)	15,93	13,20	5,35	9,90
Standardabw. (SD)	23,68	19,75	12,36	14,09
Korrelationskoeffizient (r)		-0,11	-0,25	-0,13
Signifikanz (p)		0,05	<0,001	0,01
		(*)	(***)	(**)
<i>Grob pflanzliches Substrat</i>				
Mittelwert (M) (%)	4,97	6,36	5,01	4,19
Standardabw. (SD)	15,44	14,07	13,94	10,58
Korrelationskoeffizient (r)		-0,02	-0,01	-0,05
Signifikanz (p)		0,77	0,80	0,40
		(-)	(-)	(-)

4.3.7 Die Charakterisierung des sommerlichen Abflussverhaltens

Die Erfassung von Austrocknungsereignissen wird durch eine standardisierte schriftliche Befragung der zuständigen Forstämter vorgenommen (vgl. Kapitel 4.2.5). Abbildung 15 bis Abbildung 17 fassen die Ergebnisse unabhängig vom Vorkommen der Arten zusammen. Es zeigt sich, dass das permanent fließende Gewässer keinesfalls die Regel ist. Nur 35,8 Prozent der Gewässer lassen sich diesem Typ zuordnen. Fast zweidrittel der Gewässer trocknen zumindest irgendwann einmal aus. Der Anteil der jährlich austrocknenden Gewässer liegt bei immerhin 17,9 %.

Häufigkeit von Austrocknungsereignissen

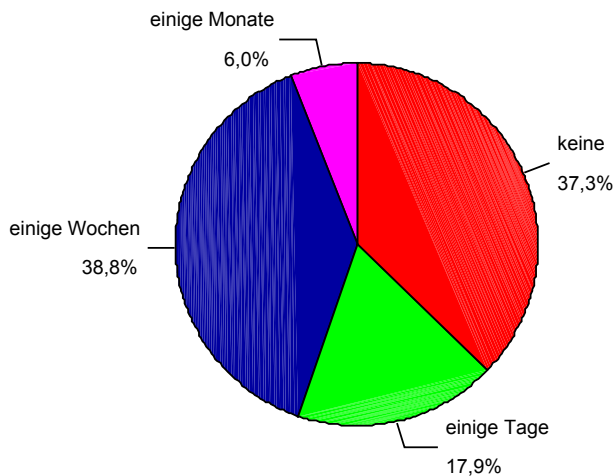


Anzahl untersuchter Gewässer: n=67

Abbildung 15: Charakterisierung des sommerlichen Abflussverhaltens der Untersuchungsgewässer anhand des Parameters „Austrocknungshäufigkeit“. Datengrundlage ist die Befragung der zuständigen Forstämter.

Bezüglich der Dauer der Austrocknungsereignisse kann festgestellt werden, dass die häufigste Form der Austrocknung einige Wochen andauert (38,8 %). Dieser Schüttungstyp ist noch häufiger anzutreffen als jener der nicht austrocknenden Gewässer. Sehr kurze Austrocknungen von wenigen Tagen werden hingegen nur selten beobachtet. Auch mehrere Monate anhaltende Austrocknungen sind unter den untersuchten Gewässern mit 6 % selten vorzufinden.

Dauer der Austrocknungsereignisse

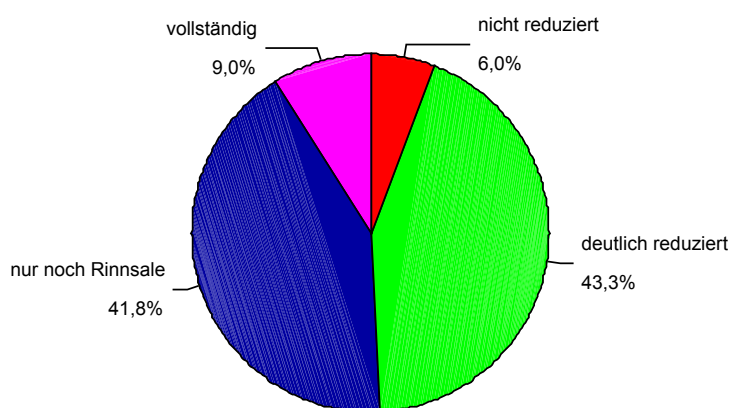


Anzahl untersuchter Gewässer: n=67

Abbildung 16: Charakterisierung des sommerlichen Abflussverhaltens der Untersuchungsgewässer anhand des Parameters „Austrocknungsdauer“. Datengrundlage ist die Befragung der zuständigen Forstämter.

Bezüglich der Austrocknungsintensität lässt sich feststellen, dass Gewässer, die in ihrem Abfluss nie reduziert sind, sehr selten genannt werden. Ihr Anteil beträgt gerade einmal 6 %. Selten ist jedoch auch die vollständige Austrocknung des gesamten Gewässerabschnittes (9%). Am häufigsten wird ein deutlich reduzierter Abfluss (43,35 %) bzw. ein Abfluss, der in den Sommermonaten nur noch aus Rinnsalen besteht (41,8 %), genannt.

Intensität der Austrocknungsereignisse



Anzahl untersuchter Gewässer: n=67

Abbildung 17: Charakterisierung des sommerlichen Abflussverhaltens der Untersuchungsgewässer anhand des Parameters „Austrocknungsintensität“. Datengrundlage ist die Befragung der zuständigen Forstämter.

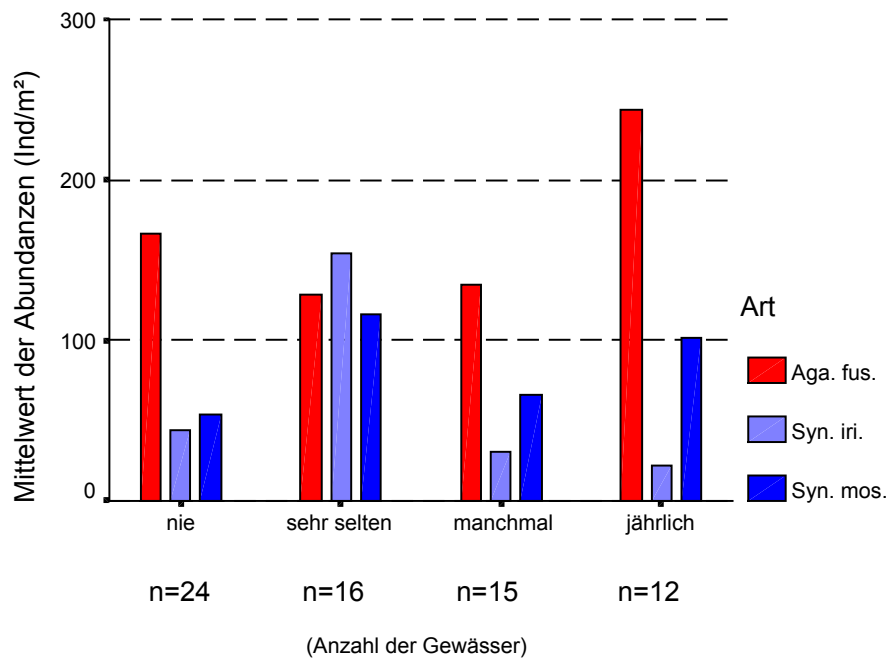
4.3.8 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Austrocknung der Gewässer

Betrachtet man die Besiedlungsdichten der Arten in Abhängigkeit von der Austrocknung (Abbildung 18 sowie Tabelle 15), so fällt auf, dass *Agapetus fuscipes* in allen Gewässern, unabhängig von der Austrocknungsfrequenz, hohe Dichten erreicht. Ähnlich ist das Bild bei der Betrachtung der Austrocknungsdauer. Sowohl in nicht austrocknenden Gewässern als auch in solchen mit einer Austrocknungsdauer von einigen Wochen oder gar einigen Monaten, erreicht die Art hohe Abundanzen. Bei Betrachtung der Austrocknungsintensität wird dieser Trend ebenfalls bestätigt. *Agapetus fuscipes* erreicht hier die höchsten Abundanzen in vollständig austrocknenden Gewässern, die zweithöchsten in Gewässern mit nicht reduziertem Abfluss. Die beiden *Synagapetus*-Arten erreichen ihre Abundanzmaxima in den selten austrocknenden Gewässern. *Synagapetus moselyi* kommt jedoch auch in jährlich austrocknenden Gewässern in hohen mittleren Dichten vor. Beide Arten erreichen ihre Maxima in Gewässern, die einige Monate austrocknen. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass nur vier Gewässer dieser Ausprägung im Rahmen der Untersuchung berücksichtigt werden. Die hohe Abundanz von *Synagapetus iridipennis* in diesen Gewässern steht im Widerspruch zu den geringen Dichten, die die Art bei den Ausprägungen „jährliche“ oder „vollständige“ Austrocknung erreicht. In Gewässern ohne reduzierten Abfluss fehlen beide *Synagapetus*-Arten gänzlich. Während *Synagapetus iridipennis* ihre Dichtemaxima in Gewässern hat, die im Sommer aus Rinnsalen bestehen, liegen diese für *Synagapetus moselyi* in Gewässern mit vollständiger Austrocknung.

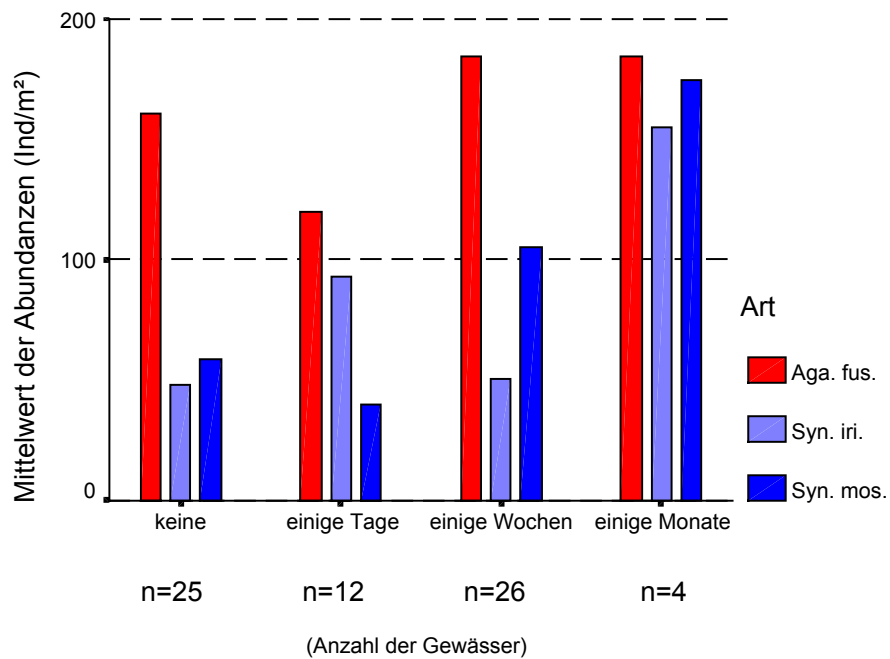
Durch Kodierung der Parameter „Häufigkeit“, „Dauer“ und „Intensität“ der Austrocknung von 0 (keine) bis 3 (extrem), lassen sich unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtete Mittelwerte für die drei Arten errechnen. Tabelle 15 fasst diese Werte zusammen. Ein Vergleich der beiden *Synagapetus*-Arten macht deutlich, dass *Synagapetus moselyi* sowohl bei der Frequenz als auch bei der Dauer und Intensität der Austrocknung höhere Werte als *Synagapetus iridipennis* erreicht, also besser Austrocknung ertragen kann. *Agapetus fuscipes* erreicht bei Betrachtung der Parameter „Frequenz“ und „Intensität“ Werte, die zwischen denen der *Synagapetus*-Arten liegen, bei der Austrocknungsdauer hingegen den niedrigsten Wert.

Die errechneten Korrelationskoeffizienten zwischen Besiedlungsdichte und Austrocknung sind insgesamt sehr niedrig. Die höchsten positiven Korrelationen werden für die Parameter „Austrocknungsdauer“ und „Austrocknungsintensität“ von der Art *Synagapetus moselyi* erreicht.

Vorkommen und Austrocknungsfrequenz



Vorkommen und Austrocknungsdauer



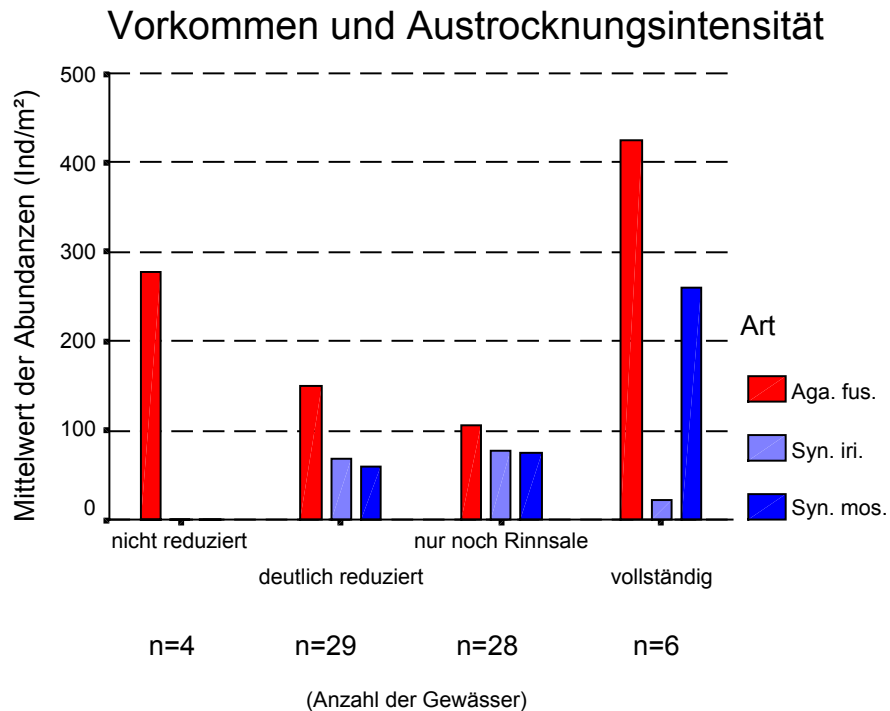


Abbildung 18: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Austrocknungsfrequenz, -dauer und -intensität.

Tabelle 15: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Austrocknungsfrequenz, -dauer und -intensität.

(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	11005	4267	5375
<i>Austrocknungsfrequenz</i>			
Mittelwert (M)	1,35	0,98	1,40
Standardabw. (SD)	1,22	0,78	1,08
Korrelationskoeffizient (r)	-0,01	-0,02	0,02
Signifikanz (p)	0,91	0,87	0,90
	(-)	(-)	(-)
<i>Austrocknungsdauer</i>			
Mittelwert (M)	1,21	1,32	1,50
Standardabw. (SD)	1,01	1,04	1,03
Korrelationskoeffizient (r)	0,04	0,05	0,15
Signifikanz (p)	0,73	0,66	0,23
	(-)	(-)	(-)
<i>Austrocknungsintensität</i>			
Mittelwert (M)	1,63	1,57	1,97
Standardabw. (SD)	0,95	0,78	0,85
Korrelationskoeffizient (r)	0,03	0,04	0,19
Signifikanz (p)	0,80	0,74	0,13
	(-)	(-)	(-)

4.3.9 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit

Die gemessenen Strömungsgeschwindigkeiten in den untersuchten Gewässern liegen zwischen 0 und 0,71 m/s. Die Arten können fast im gesamten gemessenen Strömungsspektrum nachgewiesen werden. So beträgt die maximale Strömungsgeschwindigkeit mit festgestellter Besiedlung durch *Agapetus fuscipes* 0,69 m/s, für beide *Synagapetus*-Arten 0,64 m/s. Der Minimumwert liegt für *Synagapetus moselyi* bei Null, für die anderen Arten bei 0,01 m/s. Vergleicht man die mittlere besiedelte Strömungsgeschwindigkeit unter Berücksichtigung der Abundanzen (Tabelle 16), so unterscheiden sich die Werte von *Agapetus fuscipes* mit 0,214 m/s und *Synagapetus moselyi* mit 0,217 m/s nur geringfügig. Deutliche Unterschiede bestehen jedoch zu *Synagapetus iridipennis*. Der errechnete Mittelwert für diese Art liegt mit 0,255 m/s deutlich höher.

Für die Art *Glossosoma boltoni* können ähnlich hohe Mittelwerte wie für *Synagapetus iridipennis* ermittelt werden. *Glossosoma conformis* besiedelt hingegen noch höhere Strömungsgeschwindigkeiten.

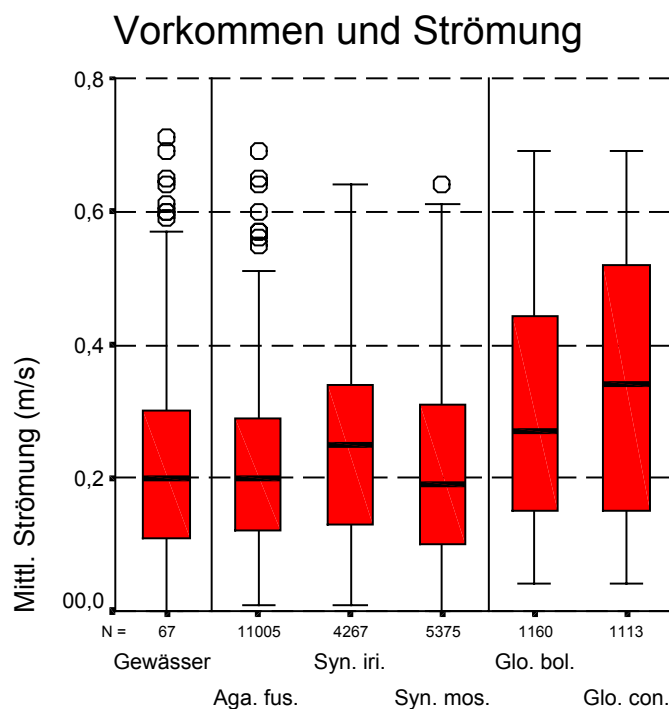


Abbildung 19: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit (m/s). Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet.

Tabelle 16: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit (m/s).
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

Strömungsgeschwindigkeit	Gewässer	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11005	4267	5375
Mittelwert (M)	0,227	0,214	0,255	0,217
Min.-Max.	0-0,71	0,01-0,69	0,01-0,64	0-0,64
Standardabw. (SD)	0,143	0,124	0,148	0,145
Korrelationskoeffizient (r)		0,02	0,08	0,02
Signifikanz (p)		0,76	0,14	0,77
		(-)	(-)	(-)

4.3.10 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Luft- und Wassertemperatur

Dauermessungen der Wasser- bzw. Lufttemperatur können aufgrund der hohen Anzahl untersuchter Bäche nur exemplarisch an den Hauptuntersuchungsgewässern durchgeführt werden (vgl. Kapitel 2.2). Eine Charakterisierung der übrigen Gewässer aufgrund stichprobenartiger Einzelmessungen ist unter Berücksichtigung der möglichen hohen tageszeitlichen Schwankungen der Werte nicht möglich.

4.3.11 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von der Gewässerchemie

Bei der Interpretation der nachfolgenden Ergebnisse zur Gewässerchemie ist zu berücksichtigen, dass es sich um einmalige Messungen handelt. Diese können lediglich grobe Anhaltspunkte zur Charakterisierung der Gewässer liefern. Das Vorkommen der Arten wird hingegen meist durch Extremereignisse begrenzt, welche nur durch kontinuierliche Messungen erfasst werden können.

4.3.11.1 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Sauerstoffgehalt und pH-Wert

Die gemessenen Sauerstoffgehalte der Gewässer liegen zwischen 91 und 111 % (vgl. Abbildung 20 und Tabelle 17). *Synagapetus moselyi* besiedelt das Gewässer mit dem niedrigsten Sauerstoffgehalt (91 %), *Agapetus fuscipes* Gewässer ab 93 % und *Synagapetus iridipennis* Gewässer ab 94 %. Unterschiede zwischen den Arten lassen sich bei Betrachtung der Mittelwerte unter Berücksichtigung der Abundanzen feststellen. Während sich für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* mit 96,89 % bzw. 96,58 % ein sehr ähnlicher Wert errechnen lässt, liegt dieser für *Synagapetus iridipennis* mit 99,78 deutlich darüber. Diese Art erreicht mit $r=0,29$ ($p=0,02$) auch die höchste Korrelation zwischen Besiedlungsdichte und dem Sauerstoffgehalt der Gewässer.

Die pH-Werte der untersuchten Gewässer streuen zwischen 4,8 und 8,2. Bei niedrigen pH-Werten kommen alle drei Arten nicht vor. Der niedrigste pH-Wert mit nachgewiesener Besiedlung liegt bei 6,8. Dieses Gewässer wird von *Agapetus fuscipes* besiedelt. Beide *Synagapetus*-Arten kommen erst ab einem pH-Wert von 7,1 vor. Die Obergrenze von 8,2 wird ebenfalls von *Agapetus fuscipes* erreicht. Beide *Synagapetus*-Arten kommen bis zu einem pH-Wert von 8,0 vor. Auch beim pH-Wert ergeben

sich für *Agapetus fuscipes* (7,58) und *Synagapetus moselyi* (7,59) fast gleiche Mittelwerte. Auch hier lassen sich Unterschiede zwischen diesen Arten und *Synagapetus iridipennis* (7,75) feststellen. Die Besiedlungsdichte von *Synagapetus iridipennis* korreliert mit dem pH-Wert vergleichsweise deutlich (0,44; $p < 0,001$). Auffällig ist auch die geringe Streuung der pH-Werte der von dieser Art besiedelten Gewässer, die sich im geringen Abstand zwischen erstem und drittem Quartil ausdrückt. Die beiden Arten *Glossosoma boltoni* und *Glossosoma conformis* werden in keinem Gewässer mit pH-Werten kleiner 6,9 nachgewiesen.

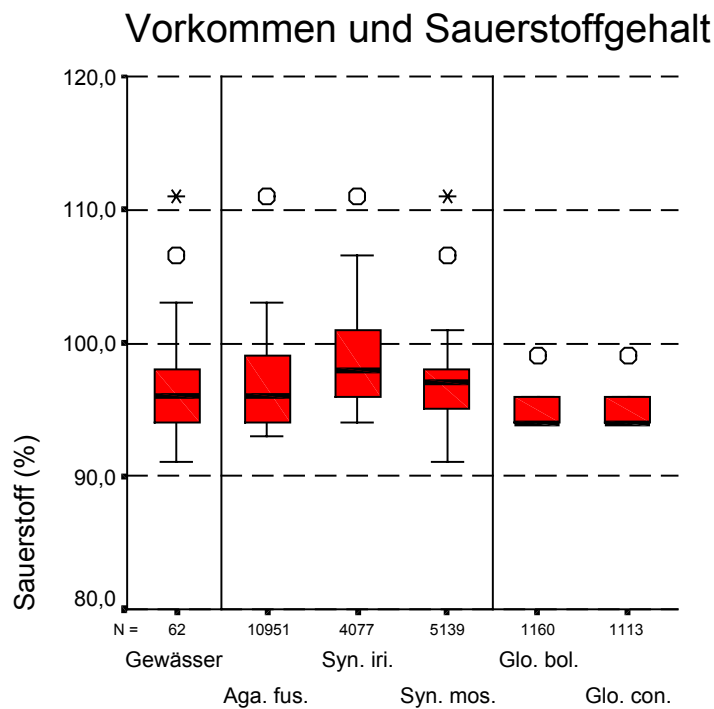


Abbildung 20: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt (%). Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet.

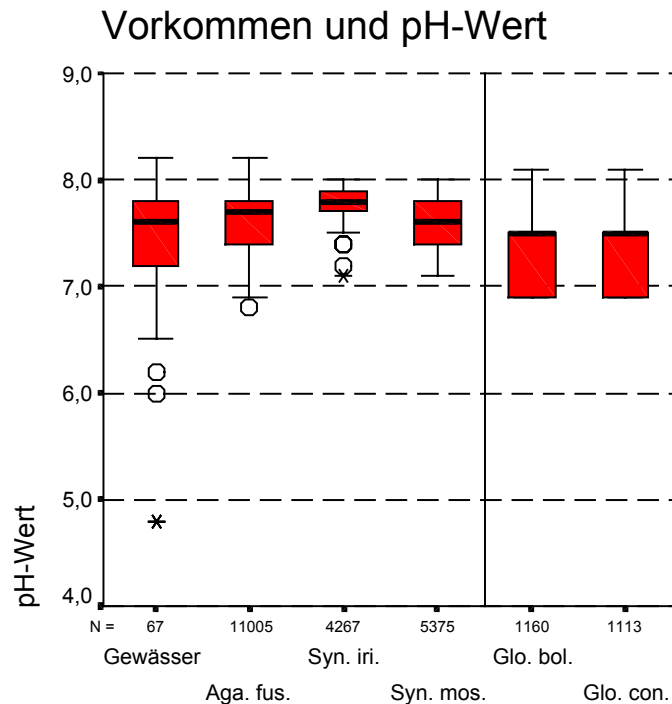


Abbildung 21: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit vom pH-Wert. Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet.

Tabelle 17: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Sauerstoffgehalt und pH-Wert.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	<i>Gewässer</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11005	4267	5375
<i>Sauerstoffgehalt (%)</i>				
Mittelwert (M)	96,77	96,89	99,78	96,58
Min.-Max.	91-111	93-111	94-111	91-111
Standardabw. (SD)	3,42	3,55	5,21	3,87
Korrelationskoeffizient (r)		0,19	0,29	0,25
Signifikanz (p)		0,14	0,02	0,05
		(-)	(*)	(*)
<i>pH-Wert</i>				
Mittelwert (M)	7,40	7,58	7,75	7,59
Min.-Max.	4,8-8,2	6,8-8,2	7,1-8,0	7,1-8,0
Standardabw. (SD)	0,66	0,31	0,14	0,28
Korrelationskoeffizient (r)		0,31	0,44	0,41
Signifikanz (p)		0,01	<0,001	<0,001
		(**)	(***)	(***)

4.3.11.2 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Leitfähigkeit, Gesamthärte, Calcium-, Chlorid- und Eisengehalt

Die Leitfähigkeit variiert in den untersuchten Gewässern zwischen 77 und 498 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Alle drei untersuchten Arten kommen fast im gesamten gemessenen Leitfähigkeitsspektrum vor. So kann *Agapetus fuscipes* im Gewässer mit der höchsten Leitfähigkeit nachgewiesen werden, die beiden *Synagapetus*-Arten in Gewässern mit einer Leitfähigkeit bis zu 459 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Auch Gewässer mit niedriger Leitfähigkeit sind besiedelt. So können die beiden *Synagapetus*-Arten ab einer Leitfähigkeit von 85 $\mu\text{S}/\text{cm}$, *Agapetus fuscipes* ab 90 $\mu\text{S}/\text{cm}$ nachgewiesen werden.

Die Gesamthärte ($^{\circ}\text{dH}$) korreliert mit der Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$) mit einem Korrelationskoeffizienten nach Pearson von $r = 0,881$; ($p < 0.001$), die Calciumhärte (mg/l) immerhin noch mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,727 ($p < 0.001$). Auf eine nähere Betrachtung dieser Parameter kann aufgrund der hohen Korrelation zur Leitfähigkeiten verzichtet werden.

Die von den *Glossosoma*-Arten besiedelten Gewässer zeichnen sich durch deutlich niedrigere Leitfähigkeiten aus, die im Mittel bei etwa 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ liegen. Auch die Calcium-Gehalte sind in diesen Gewässern entsprechend niedriger.

Chlorid kann in den untersuchten Gewässern in einer Konzentration zwischen 2 und 30 mg/l nachgewiesen werden. Individuen von *Synagapetus moselyi* kommen in dem Gewässer mit der höchsten Chloridkonzentration vor. Die beiden anderen Arten können bis zu einer Chloridkonzentration von 18 mg/l (*Synagapetus iridipennis*) bzw. 21 mg/l (*Agapetus fuscipes*) vorgefunden werden.

Eisen kann mit Hilfe der verwendeten Methode in nur vier der untersuchten Gewässer nachgewiesen werden (vgl. Anhang 2). Eine Auswertung ist somit für diesen Parameter nicht möglich.

Auf eine grafische Darstellung der Parameter „Leitfähigkeit“, „Calcium-“ und „Chloridgehalt“ wird verzichtet. Die in den Untersuchungsgewässern gemessenen Werte sind in Anhang 2 aufgeführt.

Tabelle 18: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von Leitfähigkeit, Gesamthärte, Calcium-, Chlorid- und Eisengehalt.

(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	Gewässer	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11005	4267	5375
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)				
Mittelwert (M)	206,17	237,46	216,23	188,01
Min.-Max.	77-498	90-498	85-459	85-459
Standardabw. (SD)	97,64	98,42	79,69	74,59
Korrelationskoeffizient (r)		0,23	0,06	0,08
Signifikanz (p)		0,06	0,63	0,50
		(-)	(-)	(-)

<i>Calcium (mg/l)</i>				
Mittelwert (M)	20,84	22,64	23,14	21,10
Min.-Max.	8-44	8-40	12-36	8-44
Standardabw. (SD)	8,23	8,46	5,54	5,65
Korrelationskoeffizient (r)		0,14	0,12	0,16
Signifikanz (p)		0,26	0,34	0,20
		(-)	(-)	(-)
<i>Chlorid (mg/l)</i>				
Mittelwert (M)	7,15	6,65	5,90	5,87
Min.-Max.	2-30	2-21	2-18	2-30
Standardabw. (SD)	4,87	3,69	3,40	2,83
Korrelationskoeffizient (r)		0,03	-0,28	-0,19
Signifikanz (p)		0,84	0,02	0,13
		(-)	(*)	(-)

4.3.11.3 Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von P-Orthophosphat, N-Ammonium, N-Nitrit- und N-Nitratgehalt

Die Belastungen anzeigenden Parameter können im Zuge der Untersuchung wegen der hohen Anzahl an Gewässern ebenfalls nur einmalig, also stichprobenartig erfasst werden (vgl. Kapitel 4.2.4). Eine Interpretation ist somit nur eingeschränkt möglich.

Die höchsten gemessenen P-Orthophosphatgehalte liegen bei 71 µg/l. Im gesamten Messbereich werden alle drei Arten nachgewiesen (vgl. Tabelle 19). Ein deutlicher Einfluss dieses Parameters auf das Vorkommen der Arten kann somit im gemessenen Bereich ausgeschlossen werden. Lediglich für die Art *Synagapetus iridipennis* kann eine vergleichsweise deutlich negative Korrelation ($-0,32$; $p=0,01$) festgestellt werden, für *Synagapetus moselyi* liegt sie bei $-0,23$ ($p=0,06$).

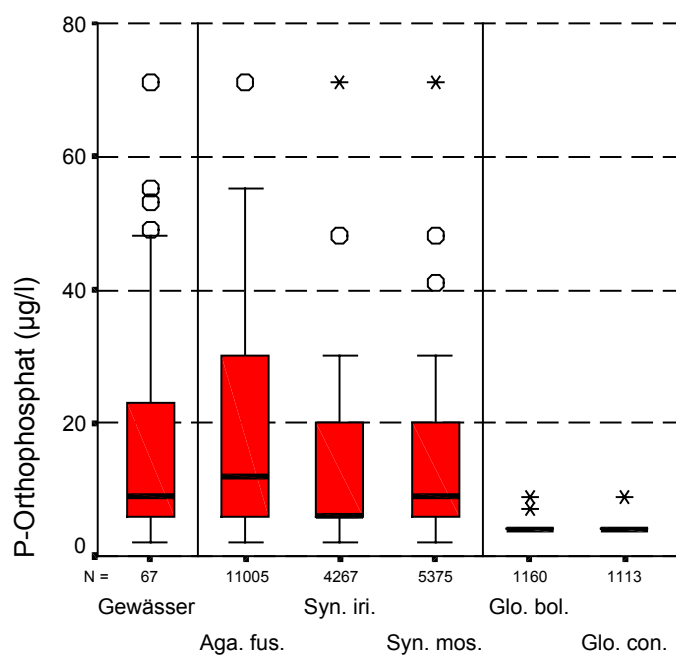
N-Ammonium kann in Konzentrationen bis 90 µg/l nachgewiesen werden. Der Extremwert von 90 µg/l wird nur in einem Gewässer (Senkelbach im Burgwald) erreicht. In diesem Gewässer kann keine der Arten nachgewiesen werden. Der zweithöchste gemessene Wert liegt bei 27 µg/l. In diesem Gewässer wird *Agapetus fuscipes* nachgewiesen. Die beiden *Synagapetus*-Arten kommen in Gewässern mit N-Ammoniumgehalten zwischen 4 und 19 µg/l (*Synagapetus moselyi*) bzw. 4 und 14 µg/l (*Synagapetus iridipennis*) vor. Zwischen dem Vorkommen und dem Ammoniumgehalt besteht bei allen drei untersuchten Arten ein negativer Zusammenhang, wobei *Synagapetus moselyi* den höchsten negativen Wert erreicht ($r=-0,35$; $p<0,001$).

Nitrit kann in keinem der Untersuchungsgewässer mit Hilfe der verwendeten Methode nachgewiesen werden.

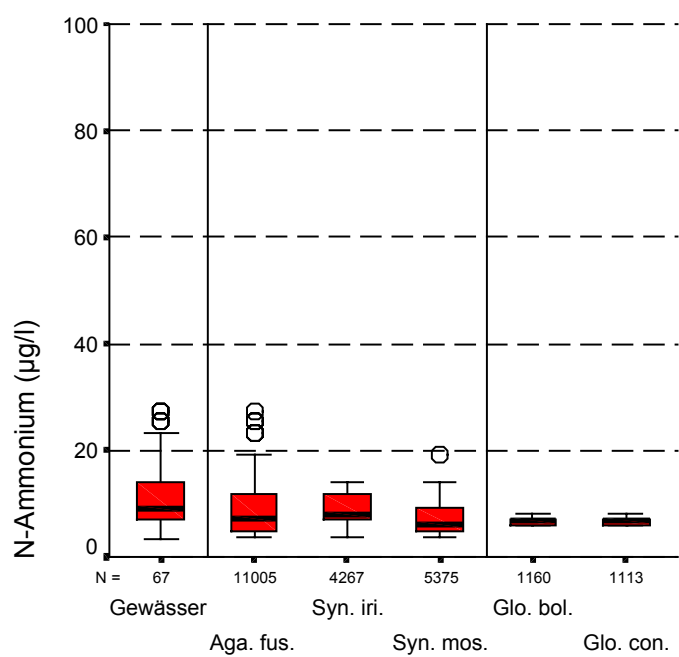
Die gemessenen N-Nitratkonzentrationen liegen zwischen 118 und 3602 µg/l. Auch hier kommen im gesamten Messbereich die drei untersuchten Arten vor. Im Gewässer mit der höchsten N-Nitratkonzentration konnte sowohl *Agapetus fuscipes* als auch *Synagapetus moselyi* nachgewiesen werden. *Synagapetus iridipennis* kommt immerhin in Gewässern mit N-Nitratkonzentrationen von bis zu 3357 µg/l vor. Auch für diesen Parameter kann somit ein Einfluss auf das Vorkommen der Arten im gemessenen Bereich eher ausgeschlossen werden, was auch die geringen Korrelationskoeffizienten bestätigen.

Vergleichsweise hoch sind die N-Nitratkonzentrationen in den von *Glossosoma boltoni* und *Glossosoma conformis* besiedelten Gewässern.

Vorkommen und Phosphatgehalt



Vorkommen und Ammoniumgehalt



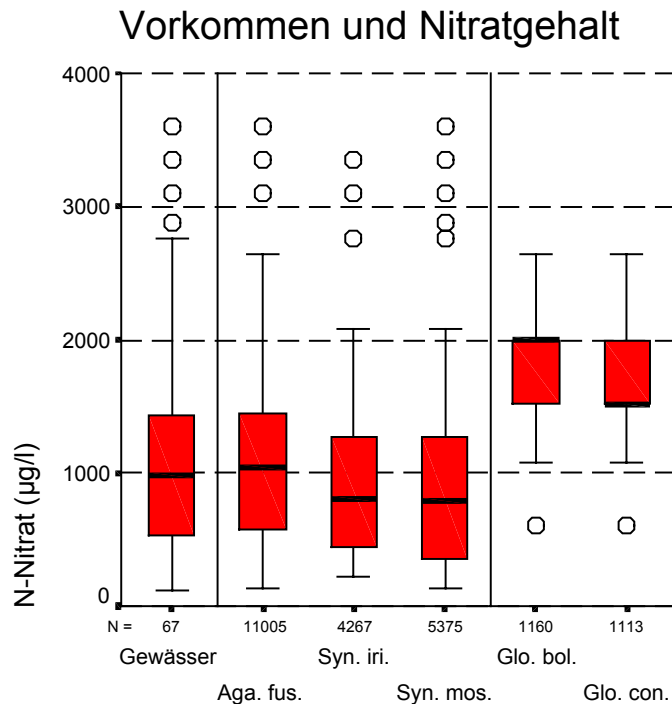


Abbildung 22: Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von P-Orthophosphat-, N-Ammonium- und N-Nitratgehalt. Die Fälle werden unter Berücksichtigung der Abundanzen gewichtet. Nitrit kann in keinem der Untersuchungsgewässer mit Hilfe der verwendeten Methode nachgewiesen werden.

Tabelle 19: Das Vorkommen der Arten in Abhängigkeit von P-Orthophosphat-, N-Ammonium-, und N-Nitratgehalt.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	<i>Gewässer</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	67	11005	4267	5375
<i>P-Orthophosphat (µg/l)</i>				
Mittelwert (M)	16	21	13	17
Min.-Max.	2-71	2-71	2-71	2-71
Standardabw. (SD)	14,99	17,20	13,91	16,57
Korrelationskoeffizient (r)		0,06	-0,32	-0,23
Signifikanz (p)		0,64	0,01	0,06
		(-)	(**)	(-)
<i>N-Ammonium (µg/l)</i>				
Mittelwert (M)	12	11	9	7
Min.-Max.	3-90	4-27	4-14	4-19
Standardabw. (SD)	11,56	7,48	2,74	2,95
Korrelationskoeffizient (r)		-0,21	-0,24	-0,35
Signifikanz (p)		0,10	0,05	<0,001
		(-)	(*)	(***)

<i>N-Nitrat (µg/l)</i>				
Mittelwert (M)	1167	1214	1134	977
Min.-Max.	118-3602	139-3602	225-3357	139-3602
Standardabw. (SD)	844,64	796,15	954,01	888,85
Korrelationskoeffizient (r)		0,15	0,03	-0,07
Signifikanz (p)		0,22	0,83	0,57
		(-)	(-)	(-)

Die Gesamtheit der Messwerte sowie die Ergebnisse der Befragung zur Austrocknung sind als Anhang 2 der Arbeit beigelegt.

4.3.12 Abschätzung des Einflusses der Parameter auf die Besiedlung

Im Folgenden soll durch Verwendung zweier multivarianter Verfahren (vgl. 4.2.7) der Einfluss der untersuchten Parameter auf die Besiedlung analysiert werden. Hierzu wird die Gesamtheit der Parameter in zwei Gruppen aufgeteilt, wobei die erste Gruppe die morphologischen Parameter, die zweite verschiedene weitere Parameter umfasst. Darüber hinaus wird die Anzahl der Parameter unter Berücksichtigung der im Zuge der Einzelbetrachtung errechneten Korrelationskoeffizienten reduziert. Eine Reduktion findet auch durch Aggregation von Parametern mit ähnlicher Aussagekraft auf Grundlage durchgeführter a priori-Tests statt. Eine Aggregation wird für die die Austrocknung charakterisierenden Parameter durch Mittelwertbildung als auch für die die Sohlsubstrate charakterisierenden Parameter durch Addition der Prozentanteile durchgeführt.

4.3.12.1 Die morphologischen Parameter

Betrachtet man zunächst den Einfluss morphologischer Parameter auf die Besiedlungsdichte von *Agapetus fuscipes* (Abbildung 23; Tabelle 20), so fällt die vergleichsweise hohe Bedeutung des Parameters „Gewässertiefe“ auf. Dieser erklärt 60,03% ($p=0,05$) der Varianz des Parameters „Abundanz“ der Art. Den zweithöchsten Anteil der Gesamtvarianz erklärt die Gewässerbreite mit 31,10% ($p=0,17$). Mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse (Abbildung 24) und durch Einbeziehung der Korrelationskoeffizienten aus der Einzelparameterbetrachtung kann festgestellt werden, dass zur Gewässertiefe ein negativer, zur Gewässerbreite ein positiver Zusammenhang besteht. Die Art würde demnach flache und breite Gewässer bevorzugt besiedeln. Die Substratzusammensetzung hat auf die Besiedlungsdichte einen geringen Einfluss.

Für die Art *Synagapetus iridipennis* ist die Gewässerbreite von besonderer Bedeutung. Dieser Parameter klärt 72,72% der Varianz ($p=0,08$) auf. Es besteht ein positiver Zusammenhang, was sowohl die Hauptkomponentenanalyse als auch der positive Korrelationskoeffizient (4.3.5) belegt. Eine geringe Bevorzugung von steinigem Substraten größer 5 cm kann die Hauptkomponentenanalyse belegen.

Die Varianz in der Abundanz von *Synagapetus moselyi* lässt sich weitgehend durch die Parameter „Strömung“ (58,82%, $p=0,02$) sowie „Gewässertiefe“ (38,79%, $p=0,06$) erklären. Die Hauptkomponentenanalyse belegt für beide Parameter einen deutlich negativen Zusammenhang. Flache Gewässer mit geringer Strömung scheinen also für diese Art der charakteristische Lebensraum zu sein.

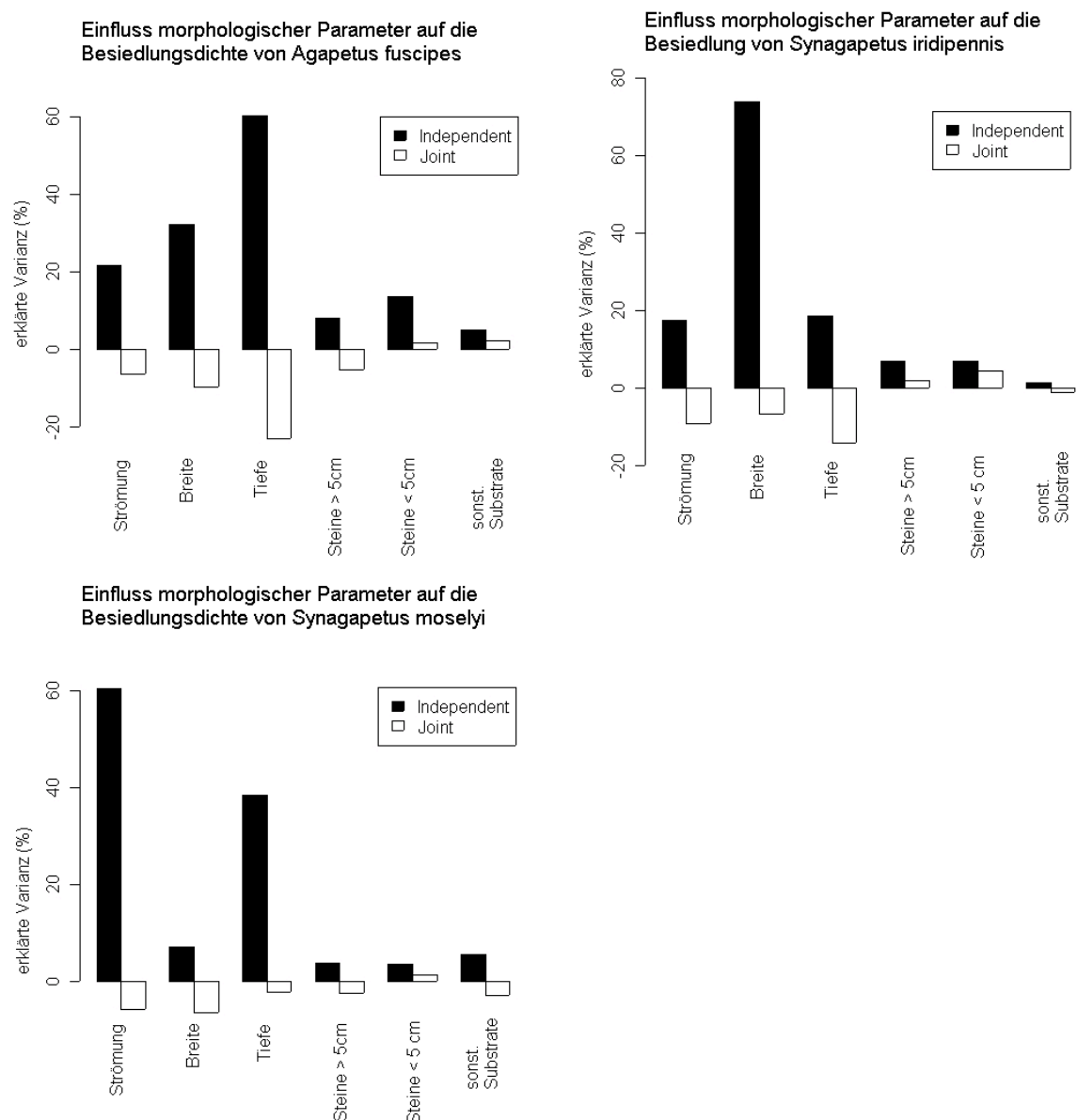


Abbildung 23: Dargestellt sind die Ergebnisse einer Hierarchischen Partitionierung. Für jede Art wird der Einfluss verschiedener morphologischer Parameter auf deren Abundanz in den Untersuchungsgewässern analysiert. Dabei wird zwischen dem unabhängigen Einfluss (independent) und jenem Einfluss auf die abhängige Variable unterschieden, der über andere Variablen ausgeübt wird (joint).

Tabelle 20: Der Einfluss physikalischer und morphologischer Parameter auf die Besiedlungsdichte der Arten.
(Hierarchische Partitionierung)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
<i>Strömung</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	20,71	16,84	58,82
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	-5,54	-8,56	-4,31
Signifikanz (p) für „Independent“	0,25	0,43	0,02
	(-)	(-)	(*)

Gewässerbreite			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	31,10	72,72	6,96
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	-8,80	-6,06	-6,34
Signifikanz (p) für „Independent“	0,17	0,08	0,44
	(-)	(-)	(-)
Gewässertiefe			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	60,03	18,73	38,79
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	-23,13	-14,52	-2,52
Signifikanz (p) für „Independent“	0,05	0,42	0,06
	(*)	(-)	(-)
Steine > 5cm			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	7,29	6,88	3,11
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	-4,20	2,48	-1,97
Signifikanz (p) für „Independent“	0,50	0,63	0,65
	(-)	(-)	(-)
Steine < 5 cm			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	12,58	6,46	3,10
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	2,62	4,90	1,84
Signifikanz (p) für „Independent“	0,38	0,64	0,54
	(-)	(-)	(-)
Sonstiges Substrat			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	4,39	1,04	5,01
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	2,94	-0,91	-2,49
Signifikanz (p) für „Independent“	0,59	0,91	0,54
	(-)	(-)	(-)

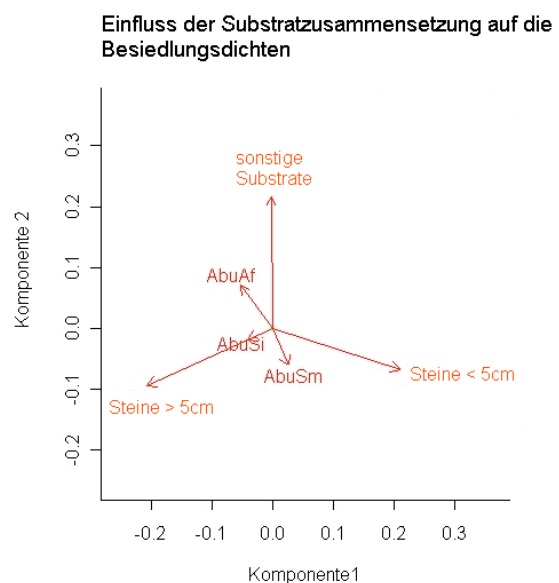
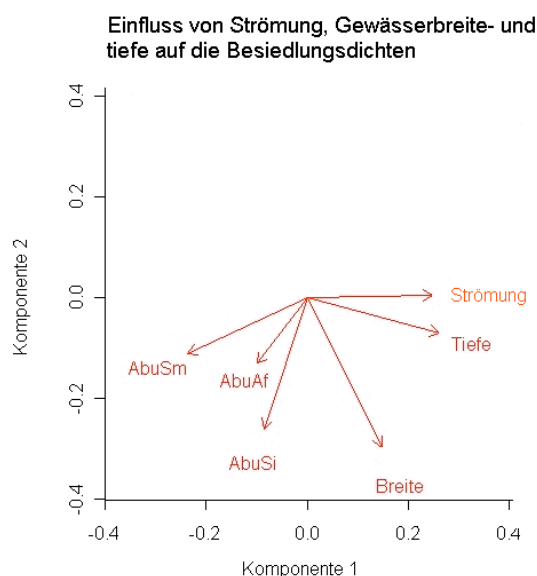


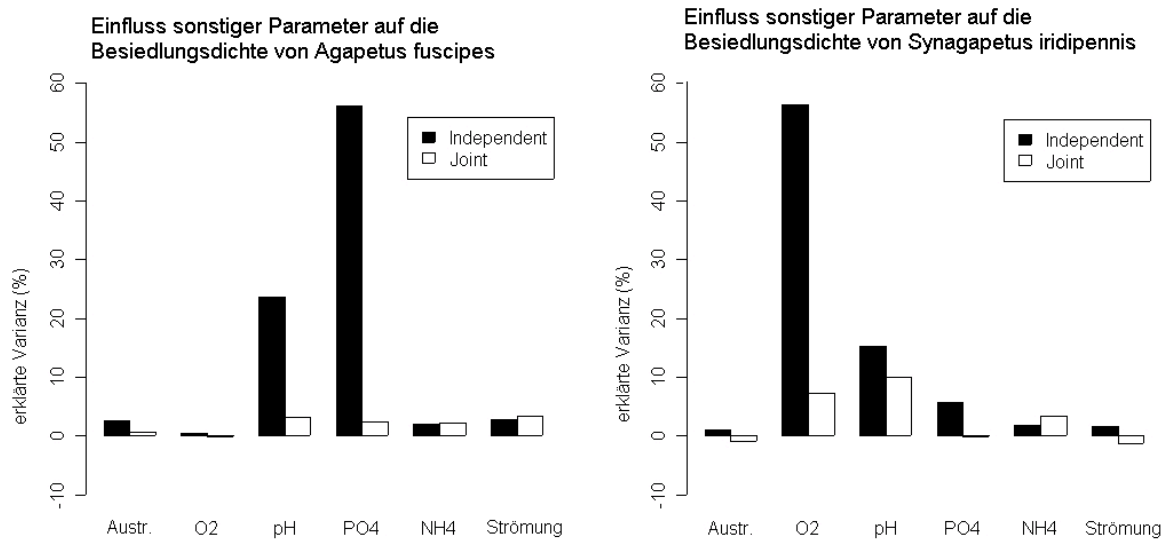
Abbildung 24: Dargestellt ist das Ergebnis zweier Hauptkomponentenanalysen. Links werden neben den Abundanz der drei Arten in den 67 Untersuchungsgewässern die Ausprägungen der Parameter „Strömung“, „Gewässerbreite“ und „-tiefe“, rechts die verschiedenen Substrattypen berücksichtigt. Durch die zweidimensionale Darstellungsform werden links 48,2%, rechts 51,5% der Gesamtvarianz aufgeklärt.

4.3.12.2 Sonstige Parameter

Für die Besiedlung der Gewässer durch die Art *Agapetus fuscipes* scheint der Phosphatgehalt eine vergleichsweise große Rolle zu spielen. So klärt dieser Parameter 55,91% ($p=0,03$) der Gesamtvarianz auf. Dieser positive Zusammenhang lässt sich auch mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse darstellen. Die beiden untersuchten *Synagapetus*-Arten zeigen im Vergleich dazu einen negativen Zusammenhang, meiden also Gewässer mit hohem Phosphatgehalt, was auch durch die berechneten Korrelationskoeffizienten (Tabelle 19) bestätigt wird.

Unter den einbezogenen Parametern ist die Variable „Sauerstoffgehalt“ für die Art *Synagapetus iridipennis* von ganz besonderer Bedeutung. Dieser Parameter klärt 54,73% ($p=0,01$) der Varianz auf. Der Zusammenhang ist positiv, was die gleiche Ausrichtung der Vektoren in Abbildung 26 belegt. Die vergleichsweise hohe Bedeutung dieses Parameters für die Art konnte bereits durch den positiven Korrelationskoeffizienten bei der Einzelparameterbetrachtung (Tabelle 17) belegt werden.

Die besondere Bedeutung des Parameters „Strömung“ (31,26%, $p=0,09$) zur Erklärung der Unterschiede der Besiedlungsdichten von *Synagapetus moselyi* wird auch durch die Betrachtung dieses Parameterkomplexes verdeutlicht. Als zweiter bedeutender Parameter ist die Austrocknung zu nennen. Sie trägt immerhin noch 23,24% ($p=0,16$) zur Erklärung der Varianz bei. Die Hauptkomponentenanalyse belegt einen deutlich negativen Zusammenhang zum Parameter „Strömung“, jedoch einen positiven zur „Austrocknung“.



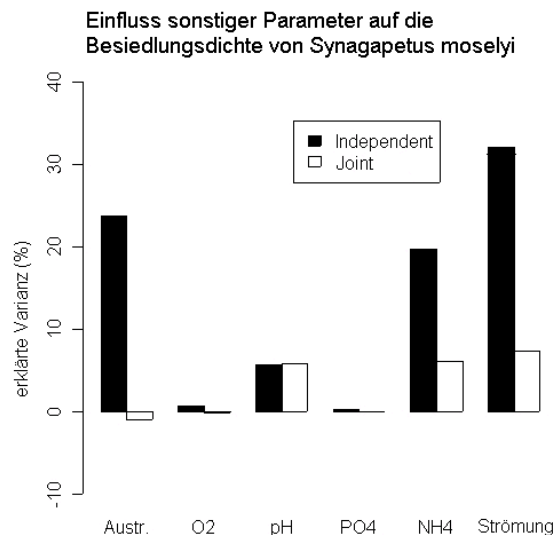


Abbildung 25: Dargestellt sind die Ergebnisse einer Hierarchischen Partitionierung. Für jede Art wird der Einfluss verschiedener Parameter auf deren Abundanz in den Untersuchungsgewässern analysiert.

Der Einfluss sonstiger Parameter auf die Besiedlungsdichte der Arten.
(Hierarchische Partitionierung)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
<i>Austrocknung</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	2,61	0,89	23,24
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	0,64	-0,82	-0,48
Signifikanz (p) für „Independent“	0,65	0,71	0,16
	(-)	(-)	(-)
<i>Sauerstoffgehalt</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	0,48	54,73	0,63
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	-0,18	8,03	-0,21
Signifikanz (p) für „Independent“	0,9	0,01	0,85
	(-)	(**)	(-)
<i>Strömung</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	2,80	1,57	31,26
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	3,45	-1,24	7,92
Signifikanz (p) für „Independent“	0,66	0,65	0,09
	(-)	(-)	(-)
<i>pH-Wert</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	23,20	15,10	5,60
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	3,76	10,51	5,95
Signifikanz (p) für „Independent“	0,16	0,1	0,46
	(-)	(-)	(-)

<i>P-Orthophosphat</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	55,91	5,63	0,23
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	2,97	0,28	-0,03
Signifikanz (p) für „Independent“	0,03	0,35	0,94
	(*)	(-)	(-)
<i>N-Ammonium</i>			
Erklärte Varianz: „Independent“ (%)	2,04	1,92	19,37
Erklärte Varianz: „Joint“ (%)	2,32	3,42	6,54
Signifikanz (p) für „Independent“	0,7	0,53	0,09
	(-)	(-)	(-)

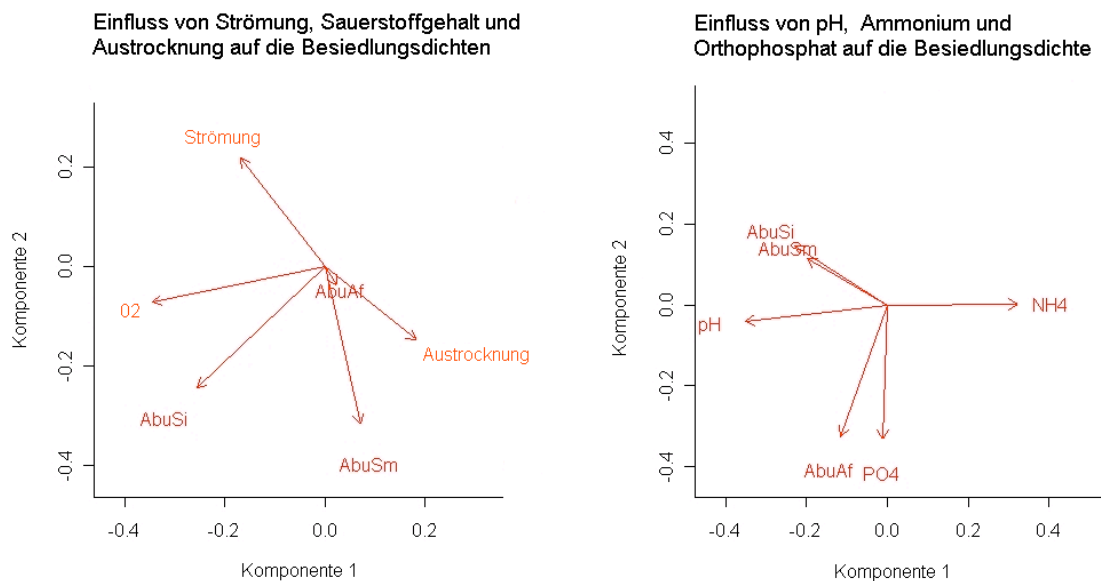


Abbildung 26: Dargestellt ist das Ergebnis zweier Hauptkomponentenanalysen. Links werden neben den Abundanzen der drei Arten in den 67 Untersuchungsgewässern die Ausprägungen der Parameter „Strömung“, „Austrocknung“ und „Sauerstoffgehalt“, rechts die Parameter „pH-Wert“, „Ammonium“ und „Phosphat“ berücksichtigt. Durch die zweidimensionale Darstellungsform werden links 47,7%, rechts 50,7% der Gesamtvarianz aufgeklärt.

4.4 Zusammenfassung

Die Art *Synagapetus iridipennis* besiedelt mit 27 von 67 Gewässern die wenigsten im Untersuchungsgebiet (Kapitel 4.3.1). Aufgrund der Untersuchungsergebnisse kann die Art als ausgesprochen stenök charakterisiert werden. Die von *Synagapetus iridipennis* besiedelten Gewässer lassen sich durch die Gesteinsart in Abhängigkeit von der Geologie (karbonische und devonische Gesteine, siehe Kapitel 4.3.2), Uferbewuchs (Wald bzw. Waldrandlagen, Kapitel 4.3.4), Wassertiefe (im Mittel tiefere Gewässer, Kapitel 4.3.5), Sohlsubstrat (vorwiegend Steine zwischen 5 und 10 cm Größe, Kapitel 4.3.6), Stetigkeit in der Wasserführung (eher selten auftretende Austrocknungsereignisse, Kapitel 4.3.8), Strömungsgeschwindigkeit (im Mittel 0,26 m/s, Kapitel 4.3.9), Sauerstoffgehalt (im Mittel fast 100 %) sowie pH-Wert (im Mittel 7,75, nie unter 7,1, Kapitel 4.3.11) charakterisieren.

Agapetus fuscipes besiedelt mit 43 der 67 Gewässer mit Abstand die meisten im Untersuchungsgebiet. Diese Art kann als vergleichsweise euryök charakterisiert werden. Kein Zusammenhang kann zwischen der Besiedlung durch die Art und den Pa-

rametern „Geologie“ und „Uferbewuchs“ nachgewiesen werden. Eine große Streubreite kann bei der Besiedlung hinsichtlich der Parameter „Gewässerbreite“ (30-300 cm, Kapitel 4.3.5) und „-tiefe“ (0,5 – 30cm), „Sohlsubstrate“, „Austrocknung“ (sämtliche Ausprägungen), „Strömungsgeschwindigkeit“ (0,01-0,69 m/s) und „Sauerstoffgehalt“ (93-111 %) nachgewiesen werden.

Synagapetus moselyi nimmt im Vergleich zu den anderen beiden Arten eine Mittelstellung ein. Diese Mittelstellung wird in der Anzahl besiedelter Gewässer (34), der Besiedlung bestimmter Gesteine in Abhängigkeit von der Geologie (neben Gesteinen des Devon und Karbon auch solche der Trias und des Tertiär), den besiedelten Substraten sowie der Strömungsgeschwindigkeiten (im Mittel 0,22 m/s) deutlich. *Synagapetus moselyi* lässt sich aufgrund der Untersuchungsergebnisse als Art kleinerer Gewässer (mittlere Breite 85 cm) mit niedrigen Wassertiefen (im Mittel 4,1 cm) beschreiben. Sie besiedelt zahlreiche, durch Austrocknungsereignisse beeinflusste Gewässer.

Die nachfolgende Tabelle fasst die Ergebnisse des ersten Teils für die drei Arten zusammen und leitet daraus deren Präferenzen ab:

Tabelle 21: Zusammenfassung der Ergebnisse des ersten Untersuchungsteils.

<i>Parameter</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Verbreitung	Hohe Stetigkeit, regelmäßig	Niedrige Stetigkeit, unregelmäßig	Mittlere Stetigkeit, eher regelmäßig
Geologie	Keine ausgeprägte Präferenz	Deutliche Präferenz für devonische und karbonische Gesteine	Ähnlich <i>Synagapetus iridipennis</i> , jedoch auf allen Gesteinen vorkommend
Höhenlage	Niedrig	Höher	Mittel
Uferbewuchs	Keine ausgeprägte Präferenz	Wald- und Waldrand	Wald- und Waldrand
Gewässerbreite	Keine ausgeprägte Präferenz	Breitere Gewässer	Schmalere Gewässer
Gewässertiefe	Keine ausgeprägte Präferenz	Größere Wassertiefen	Geringere Wassertiefen
Substrat	Besiedelt Stellen mit hohem Totholzanteil	Hoher Anteil an größeren Steinen	Hoher Anteil an mittleren Steinen. Meidet schluffige Anteile
Austrocknung	Austrocknung wird toleriert. Kein weiterer Zusammenhang erkennbar.	Nicht oder selten austrocknende Gewässer.	Kommt am besten mit Austrocknung zurecht. Gilt insbesondere für die Austrocknungsintensität und Dauer
Strömung	Mittlere Strömung	Höhere Strömung	Mittlere Strömung
Sauerstoff	Mittlere Gehalte	Hohe Gehalte	Mittlere Gehalte
pH-Wert	Kein Vorkommen bei pH-Werten kleiner 6,8	Kein Vorkommen bei pH-Werten kleiner 7,1	Kein Vorkommen bei pH-Werten kleiner 7,1
Leitfähigkeit, Gesamthärte und Calciumgehalt	Keine erkennbaren Präferenzen		

Somit können die Arbeitshypothesen des ersten Untersuchungsteils wie folgt beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 1: Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten.

<i>Arbeitshypothesen</i>	<i>ja</i>	<i>nein</i>
Die Arten unterscheiden sich in ihrer regionalen Verbreitung	x	
Die Arten unterscheiden sich in ihren Lebensraumansprüchen	x	

5 Teil II: Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten

5.1 Einleitung

Ziel dieses Untersuchungsteils ist es, eine möglichst detaillierte Charakterisierung der besiedelten Habitate vorzunehmen und damit die im ersten Teil der Untersuchung beschriebenen Habitatpräferenzen zu überprüfen und weiter einzugrenzen. Hierzu wird für jede der drei Arten ein Untersuchungsgewässer ausgewählt, in welchem die untersuchte Art mit hoher Dominanz vertreten ist.

Während im ersten Teil der Untersuchung über das Vorkommen der Art und deren Besiedlungsdichte auf die Habitatpräferenz geschlossen wird, soll in diesem Teil auch der jahreszeitliche Aspekt mitberücksichtigt werden. Somit lassen sich Präferenzen nicht nur für die einzelne Art beschreiben, vielmehr ist damit auch ein Vergleich der Präferenzen der unterschiedlichen Entwicklungsstadien möglich. Zur besseren Übersicht werden die Ergebnisse entsprechend der Entwicklungsphasen in drei Kapiteln dargestellt. Das erste Kapitel (5.3.1) beschäftigt sich mit der Entwicklungsphase „Larve“ und „Puppe“, das zweite (5.3.2) mit der Entwicklungsphase „Imago“. Dabei steht, abweichend zu Kapitel 5.3.1, weniger die Habitatbindung als vielmehr die Auswertung der Befunde zur Emergenz im Vordergrund. Erst bei den Auswertungen zur Habitatwahl bei der Eiablage spielt die Habitatbindung wieder eine bedeutende Rolle. In einem sich anschließenden dritten Kapitel (5.3.3) soll eine Gesamtbetrachtung zur Populationsdynamik erfolgen.

Durch Verwendung der Ergebnisse des ersten Untersuchungsteils sowie durch Berücksichtigung der unterschiedlichen Entwicklungsstadien lassen sich für diesen Teil der Untersuchung wesentlich differenziertere Arbeitshypothesen formulieren. Diese sind im einzelnen:

Arbeitshypothesen zu Teil 2: Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten.

Arbeitshypothesen

1. Die Arten unterscheiden sich in ihren Aufenthaltsorten im Querprofil
Die Entwicklungsphasen „Larve“ und „Puppe“ unterscheiden sich in ihren Aufenthaltsorten im Querprofil
 2. Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung bestimmter Wassertiefen
Larven und Puppen unterscheiden sich in der Besiedlung bestimmter Wassertiefen
 3. Die Arten zeigen eine unterschiedliche Präferenz in der Besiedlung bestimmter Strömungsverhältnisse
Larven und Puppen zeigen eine unterschiedliche Präferenz in der Besiedlung bestimmter Strömungsverhältnisse
 4. Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung bestimmter Substrattypen
Larven und Puppen besiedeln unterschiedliche Substrattypen
 5. Die Arten unterscheiden sich in ihrem Aufenthaltsort an Steinen
Larven und Puppen unterscheiden sich in ihrem Aufenthaltsort an Steinen
-

-
- | | |
|-----|---|
| 6. | Pro Gewässer bzw. Eklektor schlüpfen ähnlich viele Imagines |
| 7. | Der jahreszeitliche Schlupfverlauf ist bei den untersuchten Arten gleich |
| 8. | Das Geschlechterverhältnis ist bei den untersuchten Arten ausgeglichen |
| 9. | Es ändert sich im Jahresverlauf nicht |
| 10. | Die Größe geschlüpfter Imagines ändert sich im Jahresverlauf nicht |
| 11. | In den untersuchten Gewässern ist die Populationsentwicklung ähnlich |
| 12. | Die Arten zeigen gleiche Präferenzen in der Mikrohabitatwahl bei der Eiablage |
-

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Die Auswahl der Hauptuntersuchungsgewässer

Die Auswahl der Hauptuntersuchungsgewässer findet unter Berücksichtigung der Ergebnisse des ersten Teils (Anhang 2) und folgender Kriterien statt:

1. Ein Untersuchungsgewässer pro untersuchter Art
2. Möglichst hohe Abundanzen der für das Gewässer charakteristischen Art
3. Möglichst geringe Abundanzen der beiden anderen Glossosomatidenarten.

Eine Unterscheidung der Larvenstadien von *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus spec.* ist im Gelände problemlos möglich, eine Trennung der beiden *Synagapetus*-Arten jedoch nicht. Das Puppenstadium und die Gelege sind weder auf Art- noch auf Gattungsniveau unterscheidbar (vgl. Kapitel 3.3).

Durch Berücksichtigung des dritten Kriteriums bei der Gewässerauswahl kann eine Verfälschung der Untersuchungsergebnisse durch Verwechslungen oder Unbestimmbarkeit dieser Entwicklungsstadien minimiert werden (vgl. hierzu auch Kapitel 5.3.2.2).

Ein kleiner Anteil an *Agapetus fuscipes*-Larven ist in den durch die *Synagapetus*-Arten geprägten Gewässern hingegen durchaus erwünscht. Gerade dieser ermöglicht die Verifizierung der Befunde mit Hilfe von Daten, die am selben Gewässer gewonnen werden. In diesem Fall können für die zu vergleichenden Arten gleiche Bedingungen unterstellt werden. Festgestellte Unterschiede zwischen den Arten lassen sich dann tatsächlich als Unterschiede in deren Präferenz interpretieren und spiegeln nicht Unterschiede der äußeren Bedingungen zwischen Gewässern wider. Alle direkten Artvergleiche werden so unter Berücksichtigung solcher Datensätze erstellt.

Folgende Gewässerauswahl wird getroffen:

Tabelle 22: Gewässerauswahl.

<i>Untersuchungsgewässer:</i>	<i>Glossosomatidenart mit höchster Abundanz:</i>
Quellbach bei Rauischholzhausen (Zufluss des Hundsbaches)	<i>Agapetus fuscipes</i>
Albach (Zufluss der Ohe)	<i>Synagapetus moselyi</i>
Grubenbach	<i>Synagapetus iridipennis</i>

Eine Beschreibung der Hauptuntersuchungsgewässer befindet sich im Einleitungsteil der Arbeit.

5.2.2 Die Auswahl der Untersuchungsstellen

Um die besiedelten Habitate möglichst kleinräumig beschreiben zu können, wird an den drei Untersuchungsgewässern zunächst der Abschnitt mit maximaler Besiedlungsdichte ermittelt. Hierzu findet eine Kartierung der Individuendichten im Längsverlauf des Gewässers statt. Darauf basierend wird ein Abschnitt des Gewässers mit maximaler Individuendichte ausgewählt.

An jedem dieser Abschnitte werden drei Querprofile festgelegt, die in ihrer Summe ein möglichst vielfältiges Habitattypenspektrum abdecken sollen. Diese Stellen werden dauerhaft markiert.

5.2.3 Die Aufteilung der Untersuchungsstellen in Raster

Mit Hilfe der Dauermarkierungen ist es möglich, einen Zählrahmen von 0,5 m Breite stets an exakt gleicher Stelle im Gewässer anzulegen. Hierdurch können Veränderungen an den Untersuchungsstellen im Verlauf des Untersuchungszeitraumes dokumentiert werden.

Durch den Zählrahmen wird an jedem ausgewählten Querprofil der 0,5 m breite Gewässerstreifen nochmals in drei etwa 16 cm breite Streifen unterteilt. Von Ufer zu Ufer werden diese Streifen durch den Zählrahmen in jeweils 10 cm Raster untergliedert. Ein Kartierungsraster ist somit 16,6 x 10 cm groß. Bei einer mittleren Gewässerbreite von 1 m wird somit die Charakterisierung eines Querprofils über 30 Raster, die der Untersuchungsstelle über 90 solcher Raster durchgeführt.

5.2.4 Die untersuchten Parameter

Jedes Kartierungsraster wird zu jedem Untersuchungstermin durch Erfassung nachfolgender Parameter charakterisiert:

Tabelle 23: Zusammenstellung der zur Charakterisierung der Raster erfassten Parameter, der verwendeten Untersuchungsmethodik sowie der jeweiligen Erfassungseinheiten.

<i>Parameter</i>	<i>Methode</i>	<i>Einheit</i>
Wassertiefe	Messung mit Zollstock in der Mitte des Rasters	cm
Entfernung vom Ufer	Festgelegt durch Lage des Rasters	cm
Substrattyp	Abschätzung der Anteile des jeweiligen Substrattyps in Prozent	<ul style="list-style-type: none">• Totholz• Detritus• Steine >10cm• Steine 5-10 cm• Steine 1-5 cm• Steine <1cm• Schluffiges Substrat• Grobes pflanzliches Material
Strömung	Sohnahe Flügelmessung in der Mitte der Raster mit MiniAir 20; Fa. Schiltknecht Messtechnik AG; Gossau / Schweiz; Mittelwerte aus 6-sekündigem Messintervall	
Aufenthaltort der Organismen	Zählung der Anzahl der Individuen in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium auf:	<ul style="list-style-type: none">• Steinoberseite• Steinunterseite• Steinseite• Der Strömung abgewandt• Der Strömung zugewandt• Außerhalb des Wasserkörpers

5.2.5 Die Erfassung der Emergenz

Im Anschluss an die letzte Kartierung werden die Kartierungsstellen mit Eklektoren abgedeckt. Diese sind so konstruiert, dass sie jeweils den gesamten kartierten Streifen erfassen. Um ein Entweichen geschlüpfter Imagines zu vermeiden, sind die Eklektoren mit einer Gazeschürze ausgestattet. Diese wird mit Sohlsubstrat am Gewässergrund fixiert. Um zu befürchtende Änderungen im Strömungsregime gering zu halten, wird diese Gazeschürze bei jeder Eklektorleerung gereinigt. Die Leerungen finden zwischen dem 27.05.1998 bis zum 22.07.1998 in wöchentlichem Rhythmus, bis zum 26.08.1998 14-tägig und schließlich bis zum 26.11.98 monatlich statt. Diese Intervalle werden bis auf wenige geringe Abweichungen eingehalten.

5.2.6 Biometrische Untersuchungen an den Imagines

Die Körpergröße der Imagines wird mit Hilfe zweier Parameter erfasst: der Flügellänge und des Trockengewichts.

Zur Vermessung der Flügellänge wird jeweils der linke Vorderflügel körpernah abgetrennt, auf einen Objekträger überführt und mit einem Deckglas versehen. Die Vermessung erfolgt mit einem Okularmikrometer (Messgenauigkeit 0,04 mm) bei 12-facher Vergrößerung. Es wird der Abstand zwischen Ansatzstelle Flügelgelenk und der Flügelspitze gemessen.

Das Trockengewicht der in 70-prozentigem Alkohol aufbewahrten Imagines wird nach 60-stündiger Trocknung bei 60°C bestimmt (Schwoerbel 1994 b). Bei den vergleichbaren Aufbewahrungsdauern sollten sich die durch Alkohol bedingten Gewichtsveränderungen (Schwoerbel 1994 b) bei allen Imagines ähnlich auswirken. Die Wägung erfolgt auf einer elektronischen Mikrowaage (Fa. Sartorius, Typ 4431) mit einer Messgenauigkeit von 0,01 mg. Bis zur Wägung werden die getrockneten Tiere im Exsikkator aufbewahrt.

5.2.7 Die Kartierungszeiten

Die Kartierungszeiten orientieren sich am Auftreten der unterschiedlichen Entwicklungsstadien (Kapitel 3.4). Sie werden wie folgt ausgewählt:

Tabelle 24: Zusammenstellung ausgewählter Kartierungszeiten zur Charakterisierung der Besiedlung der Untersuchungsstellen.

<i>Termin</i>	<i>Zielsetzung</i>
Mitte Juli	Erfassung der Gelege
Mitte Dezember	Erfassung der geschlüpften Larven
Mitte April	Kartierung von Albach und Rauischholzhausen zur exemplarischen Abschätzung der Mortalität im Larvenstadium
Mitte Mai	Erfassung der Puppen
Mitte Mai bis Ende November	Erfassung der Imagines durch Abfangen der Emergenz

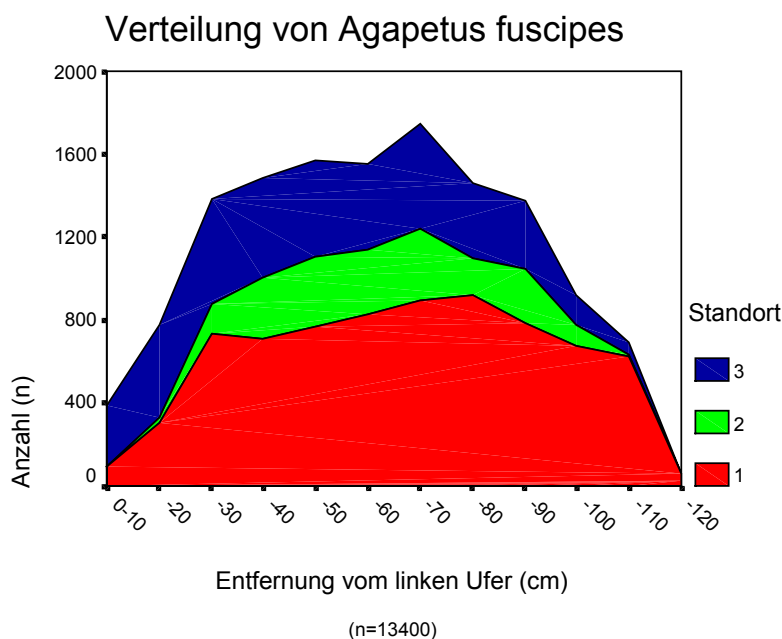
5.3 Ergebnisse

5.3.1 Die Larval- und Puppenphase

Im Folgenden sollen zunächst die Ergebnisse parameterbezogen vorgestellt werden. Es schließt sich eine Auswertung zur Abschätzung des Einflusses eines jeden Parameters auf die Besiedlung an.

5.3.1.1 Die Verteilung der Arten im Querprofil

Die Verteilung der Larven in den Querprofilen ist nach Art und Untersuchungsgewässer getrennt in Abbildung 27 dargestellt. In den Grafiken sind die Anzahlen der nachgewiesenen Larven der drei untersuchten Querprofile (Standort) pro Gewässer summiert. Durch diese Darstellungsform kann die Gleichmäßigkeit der Verteilung in einem Gewässer veranschaulicht werden. Die Art *Agapetus fuscipes* ist regelmäßig über das gesamte Querprofil verteilt. Der Bereich zwischen 30 und 90 cm Uferabstand ist hier fast gleichmäßig besiedelt. Hingegen präferieren die Larven der beiden *Synagapetus*-Arten deutlich stärker die Gewässermitte.



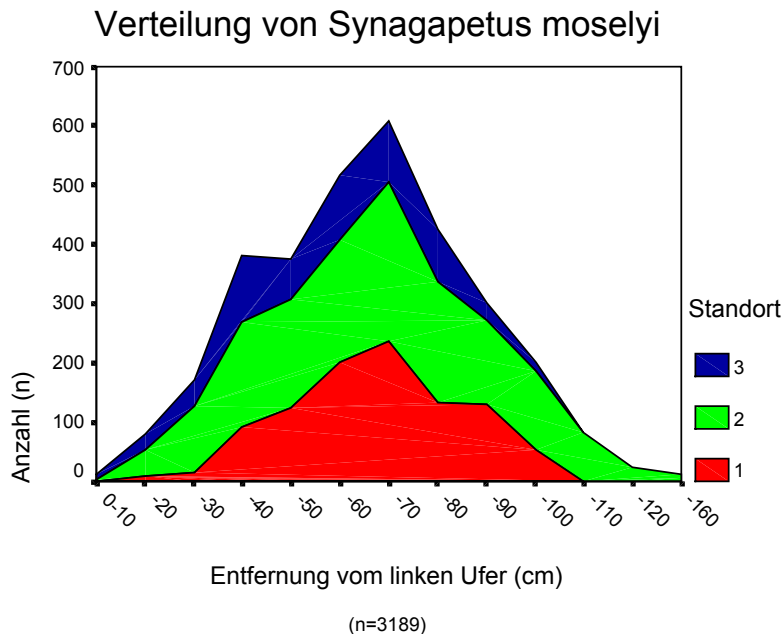
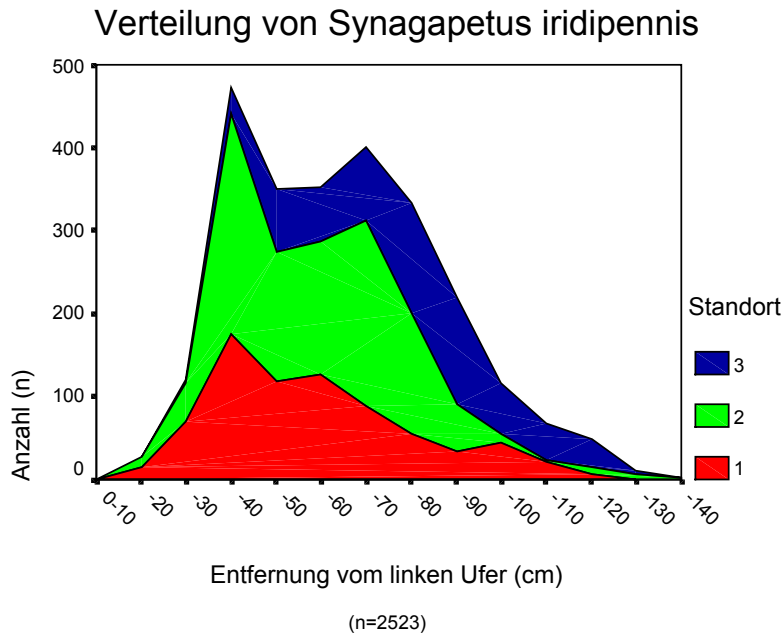
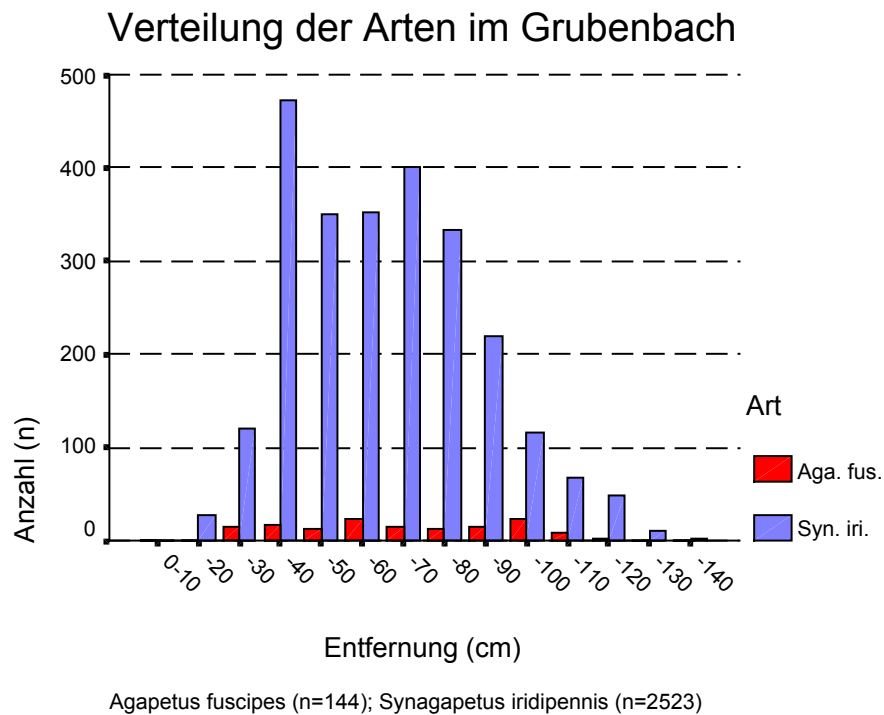


Abbildung 27: Verteilung der Larven der untersuchten Arten für die drei Querprofile des jeweiligen Untersuchungsgewässers.

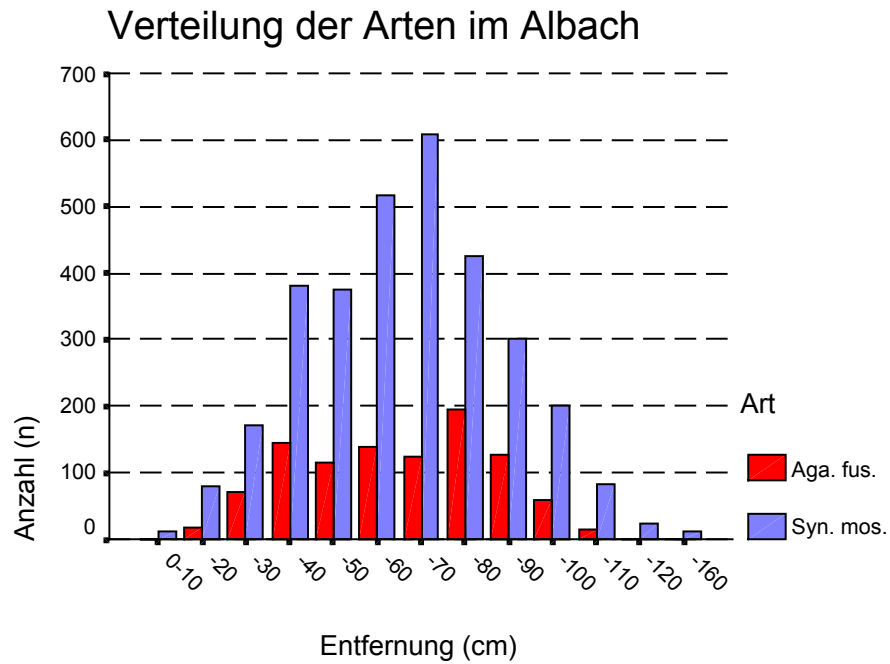
Die Unterschiede in der Verteilung im Querprofil zwischen den Arten könnten prinzipiell auch durch gewässermorphologische Charakteristika bedingt sein. Zur Überprüfung dieser Möglichkeit sollen deshalb auch die Aufenthaltsorte der Larven in Abhängigkeit von der Art innerhalb des gleichen Gewässers miteinander verglichen werden (vgl. Abbildung 28 sowie Tabelle 25).

Auch hierbei zeigt sich, dass sowohl *Synagapetus iridipennis* im Grubenbach als auch *Synagapetus moselyi* im Albach bevorzugt die Gewässermitte besiedeln. *Agapetus fuscipes* kommt hingegen in beiden Gewässern in nahezu der gesamten Gewässerbreite in ähnlicher Dichte vor.

Zur statistischen Absicherung des Ergebnisses (vgl. Tabelle 25) wird die beobachtete Anzahl an Individuen mit der zu erwartenden Anzahl mit Hilfe standardisierter Residuen⁸ verglichen. Sowohl im Vergleich zwischen *Synagapetus iridipennis* und *Agapetus fuscipes* als auch zwischen *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* ergeben sich höchst signifikante Unterschiede im Aufenthalt. Die vergleichsweise hohen negativen standardisierten Residuen für *Agapetus fuscipes* im Bereich der Gewässermitte belegen die unterdurchschnittliche Repräsentanz dieser Art.



⁸ Bei der Berechnung standardisierter Residuen werden die beobachteten mit den erwarteten Häufigkeiten verglichen. Werte, die im Betrag größer oder gleich 2 sind, können dabei als signifikant unterschiedlich interpretiert werden (Bühl & Zöfel 2000).



Agapetus fuscipes (n=1006); Synagapetus moselyi (n=3189)

Abbildung 28: Verteilung der Larven im Querprofil für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* im Grubenbach sowie für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* im Albach.

Tabelle 25: Entfernung der Larven vom Ufer (Vergleich nur zwischen Larven unterschiedlicher Art im gleichen Gewässer).

(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

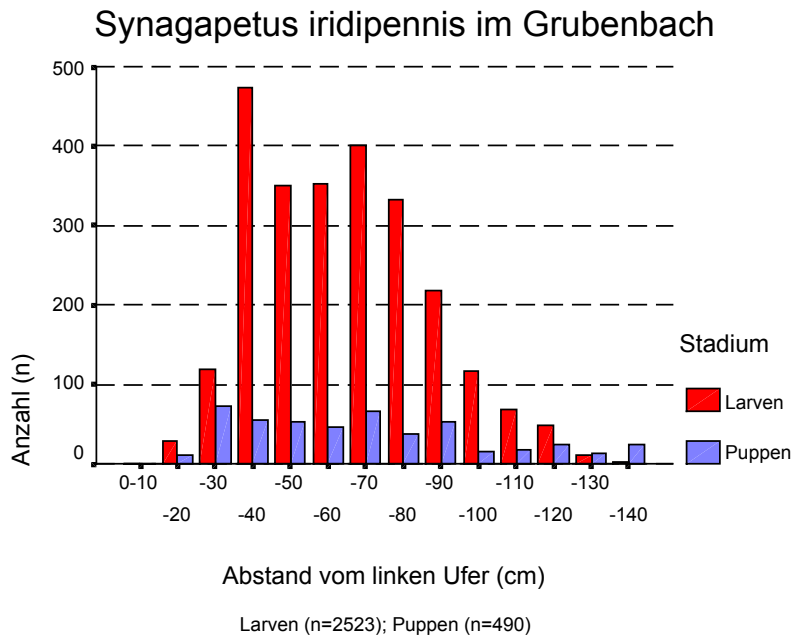
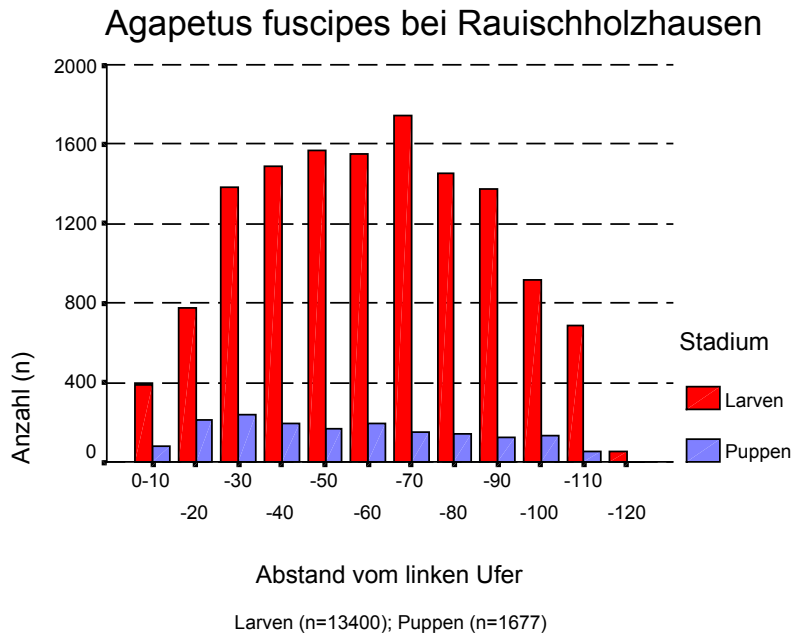
Agapetus fuscipes und *Synagapetus iridipennis* im Grubenbach

Entfernung vom Ufer (cm)	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140
<i>Agapetus fuscipes</i>														
Individuenzahl (n)	0	1	15	16	13	23	14	12	15	23	9	3	0	0
Erwartete Anzahl (n)	0,1	1,6	7,3	26,4	19,6	20,3	22,4	18,6	12,6	7,5	4,2	2,8	0,6	0,2
Standardisiertes Residuum	-0,2	-0,5	2,9	-2,0	-1,5	,6	-1,8	-1,5	0,7	5,7	2,4	0,1	-0,8	-0,4
<i>Synagapetus iridipennis</i>														
Individuenzahl (n)	1	28	120	473	350	353	400	333	219	116	68	48	11	3
Erwartete Anzahl (n)	0,9	27,4	127,7	462,6	343,4	355,7	391,6	326,4	221,4	131,5	72,8	48,2	10,4	2,8
Standardisiertes Residuum	0,1	0,1	-0,7	0,5	0,4	-0,1	0,4	0,4	-0,2	-1,4	-0,6	0	0,2	0,1
Chi-Quadrat	62,81													
Signifikanz (p)	<0,001													
	(***)													

Agapetus fuscipes und *Synagapetus moselyi* im Albach

Entfernung vom Ufer (cm)	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140
<i>Agapetus fuscipes</i>														
Individuenzahl (n)	0	19	71	144	116	138	123	195	126	58	16	0	0	0
Erwartete Anzahl (n)	2,9	23,5	58,3	126,1	117,7	157,1	175,5	148,7	102,2	61,9	23,7	5,5	2,9	2,9
Standardisiertes Residuum	-1,7	-,9	1,7	1,6	-,2	-1,5	-4,0	3,8	2,4	-,5	-1,6	-2,3	-1,7	-1,7
<i>Synagapetus iridipennis</i>														
Individuenzahl (n)	12	79	172	382	375	517	609	425	300	200	83	23	12	12
Erwartete Anzahl (n)	9,1	74,5	184,7	399,9	373,3	497,9	556,5	471,3	323,8	196,1	75,3	17,5	9,1	9,1
Standardisiertes Residuum	1,0	,5	-,9	-,9	,1	,9	2,2	-2,1	-1,3	,3	,9	1,3	1,0	1,0
Chi-Quadrat	76,65													
Signifikanz (p)	<0,001													
	(***)													

Vergleicht man die Aufenthaltsorte zwischen Larven und Puppen der jeweiligen Arten miteinander (Abbildung 29 sowie Tabelle 26), so lassen sich besonders für *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus iridipennis* Unterschiede zwischen den Entwicklungsstadien feststellen. Bei beiden Arten findet die Verpuppung gleichmäßig auf der gesamten Gewässerbreite verteilt statt, während die Larven die Gewässermite als Aufenthaltsort bevorzugen. Durch Kodierung beider Uferseiten mit 0 lassen sich mittlere Uferabstände für die beiden Entwicklungsstadien errechnen. Diese sind für die Larven beider Arten deutlich größer als für die Puppen. Dieser Befund gilt nicht für *Synagapetus moselyi*. Hier ähnelt sich die Verteilung von Larven und Puppen sehr. Die mittleren Uferabstände sind hier sogar für die Puppen größer.



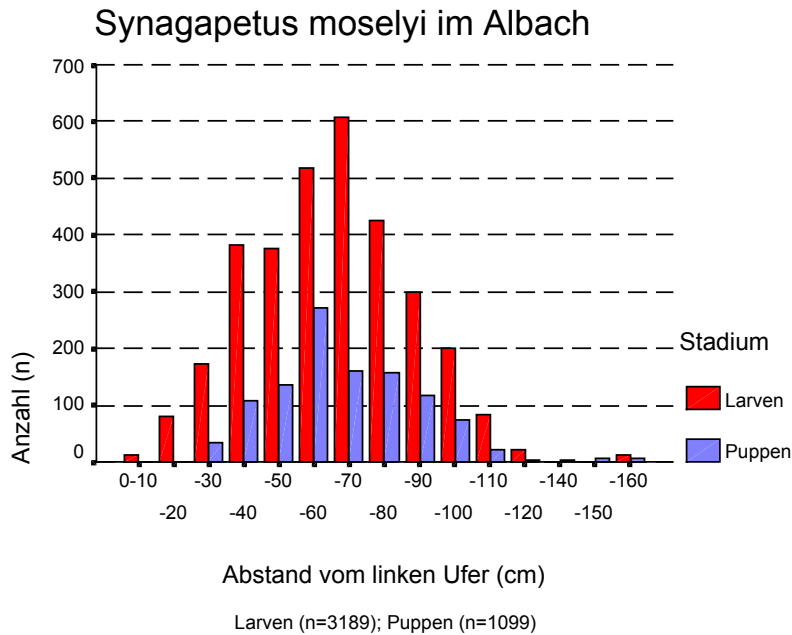


Abbildung 29: Aufenthaltsorte der Larven im Vergleich zu denen der Puppen im Querprofil des jeweiligen Untersuchungsgewässers.

Tabelle 26: Vergleich der Entfernungen vom Ufer zwischen den Entwicklungsstadien „Larve“ und „Puppe“.
(Chi-QuadratTest)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i> (Quellbach bei Rauischholzhausen)		<i>Synagapetus iridipennis</i> (Grubenbach)		<i>Synagapetus moselyi</i> (Albach)	
Stadium	Larven	Puppen ⁹	Larven	Puppen	Larven	Puppen
Anzahl (n)	13400	1677	2523	490	3189	1099
Mittelwert Abstand (cm)	37,28	34,34	41,23	34,55	41,95	43,59
Chi-Quadrat	205,32		259,79		116,98	
Freiheitsgrade (dF)	11		13		14	
Signifikanz (p)	<0,001 (***)		<0,001 (***)		<0,001 (***)	

5.3.1.2 Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit von der Wassertiefe

Beim Vergleich des Aufenthaltsortes in Abhängigkeit von der Wassertiefe können ausschließlich Ergebnisse des gleichen Kartierungsdatums und -gewässers verwendet werden, da der Wasserstand sowohl zwischen den Kartierungsterminen als auch zwischen den Untersuchungsgewässern stark differiert.

Für alle drei Arten gilt, dass sehr niedrige Wassertiefen¹⁰ von 0 und 1 cm von den Larven und Puppen kaum frequentiert werden.

⁹ Determination des Puppenstadiums nicht möglich (vgl. Kapitel 5.2.1). Die Überprüfung der Richtigkeit der Zuordnung erfolgt über die Emergenzbetrachtung.

¹⁰ Bei den Wasserstandsangaben handelt es sich um abgerundete Werte. Der Wasserstand 0 cm umfasst somit sämtliche gemessenen Werte zwischen 0 und 0,4 cm.

Der Vergleich zwischen den Arten macht deutlich, dass *Agapetus fuscipes* weder im Grubenbach noch im Albach eine besondere Präferenz für eine bestimmte Wassertiefe besitzt. Ganz anders die *Synagapetus*-Arten. Sie zeigen eine deutliche Bevorzugung der Wassertiefen zwischen 6 und 8 cm (*Synagapetus iridipennis*) sowie 7 und 9 cm (*Synagapetus moselyi*). Der Gruppenvergleich (Tabelle 27) bestätigt die Unterschiede zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* sowie zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* auf höchstem bzw. sehr signifikantem Niveau. In beiden Fällen besiedeln die *Synagapetus*-Arten im Durchschnitt tiefere Stellen als *Agapetus fuscipes*.

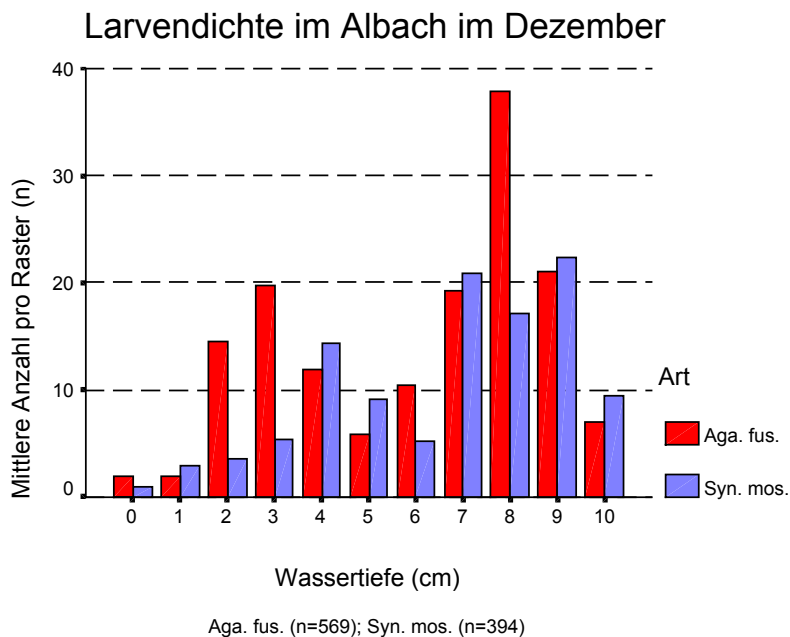
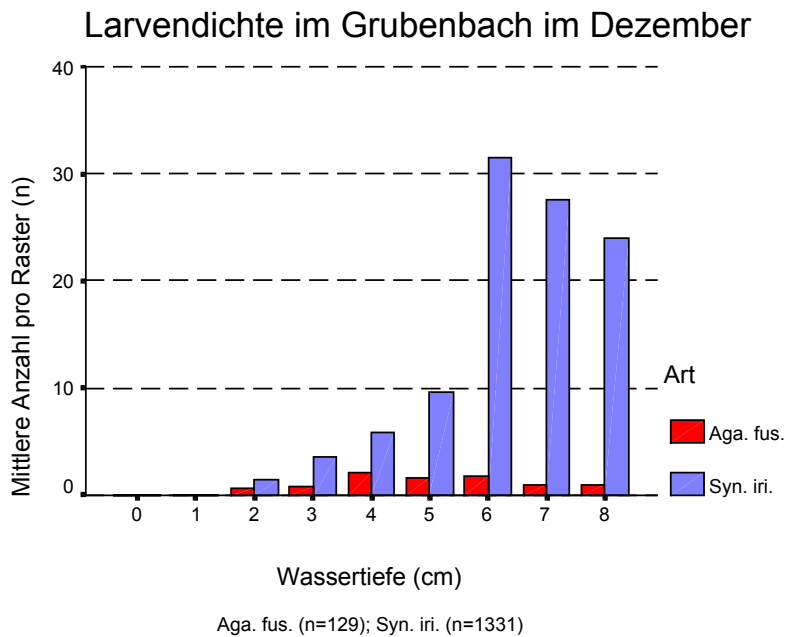


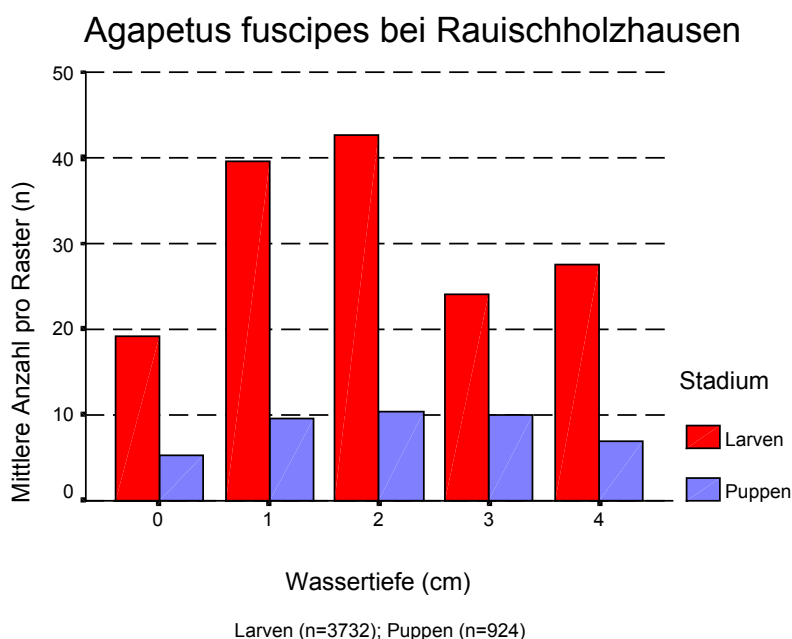
Abbildung 30: Verteilung der Larven in Abhängigkeit vom Wasserstand (gerundet) für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* im Grubenbach sowie für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* im Albach als mittlere Dichten pro Kartierungsfläche (Raster).

Tabelle 27: Vergleich der Besiedlung unterschiedlicher Wassertiefen durch die Arten. Verglichen werden ausschließlich Ergebnisse desselben Kartierungstermins und Gewässers.

Grafik und Auswertung berücksichtigen ausschließlich die Dezember-Kartierungsergebnisse (U-Test nach Mann und Whitney)

Gewässer	Grubenbach		Albach	
Art	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	129	1331	569	394
Mittelwert Wassertiefe(cm)	4,80	5,87	6,43	6,82
Mittlerer Rang	444,75	758,19	460,32	513,31
Z-Wert	-8,233		-2,930	
Signifikanz (p)	>0,001		0,003	
	(***)		(**)	

Die Kartierung im Monat Mai ermöglicht darüber hinaus einen Vergleich der Aufenthaltsorte zwischen Larven und Puppen. Die Ergebnisse dieses Vergleiches sind in Abbildung 31 dargestellt. Deutliche Unterschiede im Aufenthaltsort weisen nur Larven und Puppen der Art *Synagapetus iridipennis* auf. Hier können die Puppen in tieferen Bereichen des Gewässers nachgewiesen werden (vgl. Tabelle 28). Für die Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* sind keine Unterschiede feststellbar.



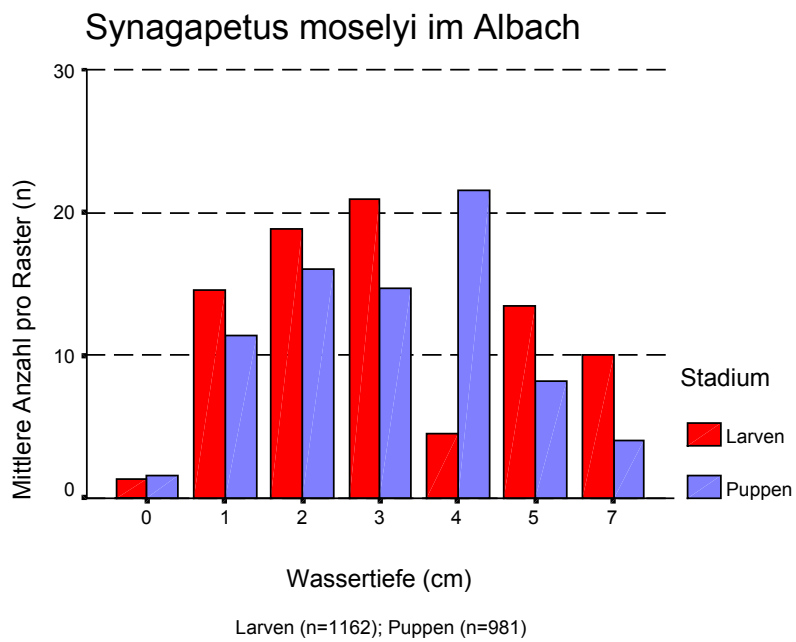
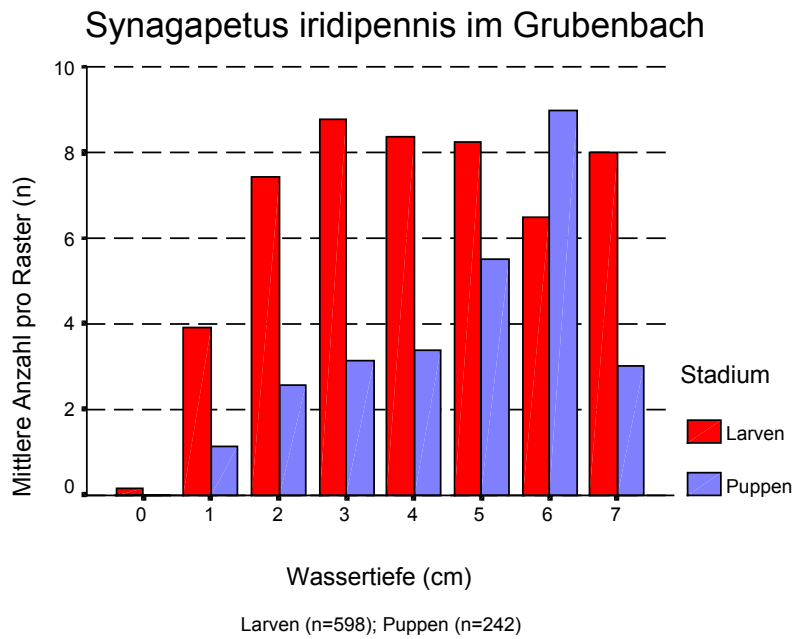


Abbildung 31: Verteilung von Larven und Puppen der drei untersuchten Arten auf unterschiedliche Wassertiefen (gerundet) in Form mittlerer Dichten im Monat Mai.

Tabelle 28: Vergleich der Aufenthaltsorte von Larven und Puppen in Abhängigkeit von der Wassertiefe im Monat Mai.
(U-Test nach Mann und Whitney)

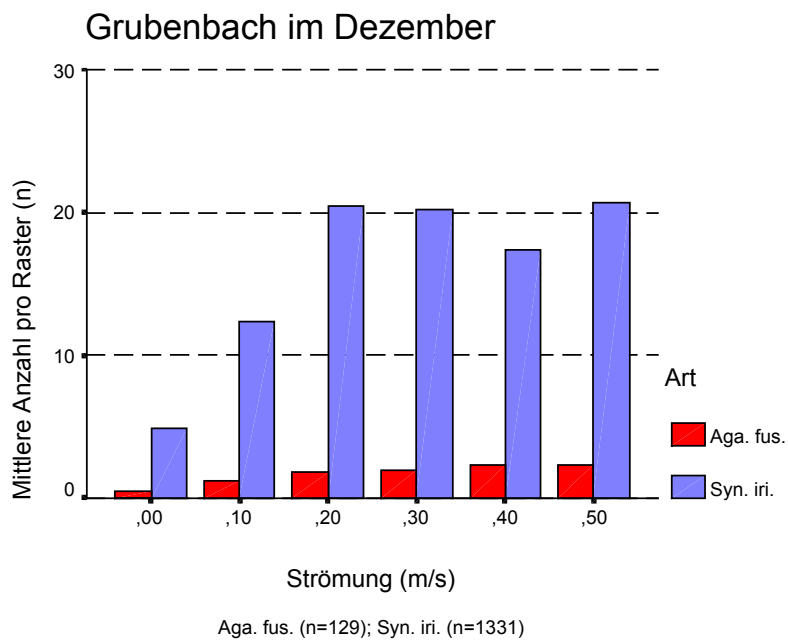
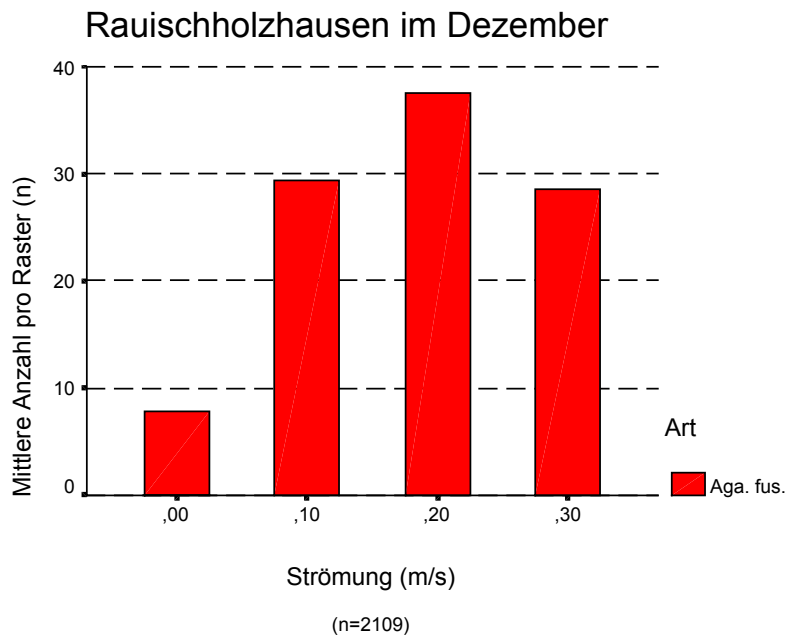
Art	<i>Agapetus fuscipes</i> (Quellbach bei Rauschholzhausen)		<i>Synagapetus iridipennis</i> (Grubenbach)		<i>Synagapetus moselyi</i> (Albach)	
	Larven	Puppen	Larven	Puppen	Larven	Puppen
Stadium	Larven	Puppen	Larven	Puppen	Larven	Puppen
Anzahl (n)	3732	924	598	242	1162	981
Mittelwert Abstand (cm)	1,38	1,35	3,01	3,42	2,05	2,00
Mittlerer Rang	2337,55	2291,93	398,54	474,77	1065,75	1079,40
Z-Wert	-0,936		-4,147		-0,512	
Signifikanz (p)	0,349		<0,001		0,608	
	(-)		(***)		(-)	

5.3.1.3 Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit von der Strömung

Wie beim Vergleich der besiedelten Wassertiefen ist auch bei der Betrachtung des Parameters „Strömung“ nur ein Vergleich der Ergebnisse des gleichen Gewässers und Untersuchungstermins möglich. Zur besseren grafischen Darstellbarkeit werden die Messwerte durch Rundung zu Bereichen ähnlicher Strömung zusammengefasst. Ein Vergleich von *Agapetus fuscipes* mit *Synagapetus iridipennis* zeigt keine Unterschiede zwischen den Arten. So kommen beide Arten bei Strömungen bis 0,04 m/s in sehr geringen, bei Strömungen bis 0,14 m/s in geringen Dichten vor. Bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten kommen die Arten in etwa gleichen Dichten vor. Im Quellbach bei Rauschholzhausen kann für *Agapetus fuscipes* eine leichte Abnahme der Dichten bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten festgestellt werden (Abbildung 32). Der Vergleich der Mittelwerte zwischen den Arten (Tabelle 29) zeigt keine Unterschiede. Die errechnete mittlere besiedelte Strömungsgeschwindigkeit liegt für *Agapetus fuscipes* bei 0,198, für *Synagapetus iridipennis* bei 0,192 m/s.

Zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* ist ein Vergleich sowohl durch die Kartierung im Monat Dezember als auch durch die für April möglich. Für Dezember liegt der errechnete Mittelwert für *Agapetus fuscipes* bei 0,185 m/s. Dieser Wert ist ähnlich dem des Grubenbaches. Dagegen liegt der Wert für *Synagapetus moselyi* mit 0,124 m/s deutlich niedriger. Bei beiden Arten ist eine Abnahme der Larvendichte bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten zu verzeichnen.

Die Individuenzahl von *Synagapetus moselyi*- Larven erhöht sich von 394 im Dezember auf 1378 im April, während die der Art *Agapetus fuscipes* im gleichen Zeitraum von 569 auf 322 sinkt. Für den Monat April kann für beide Arten ein fast identischer Mittelwert errechnet werden (*Synagapetus moselyi* 0,187, *Agapetus fuscipes* 0,188). Der Wert für *Agapetus fuscipes* ist dabei annähernd mit dem Dezemberwert identisch. Eine Abnahme der Dichten bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten kann auch bei dieser Kartierung für *Synagapetus moselyi* festgestellt werden.



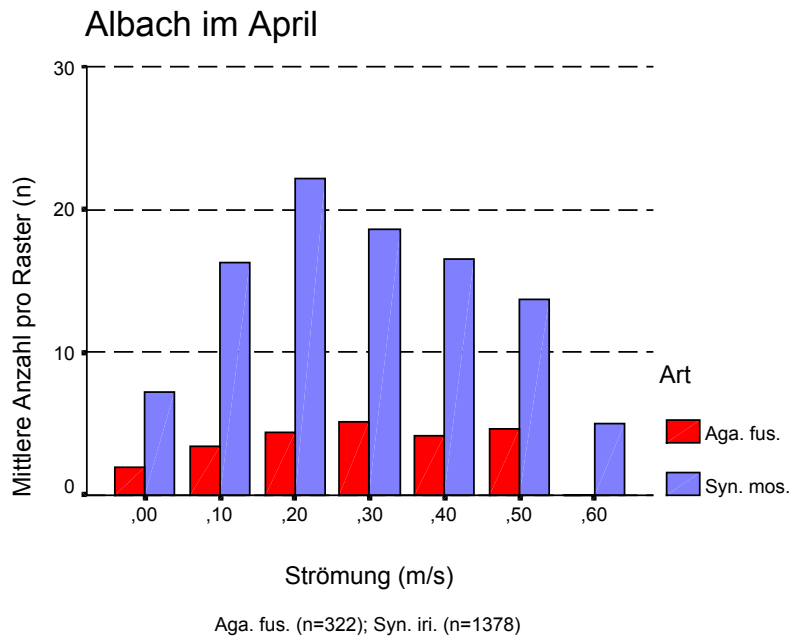
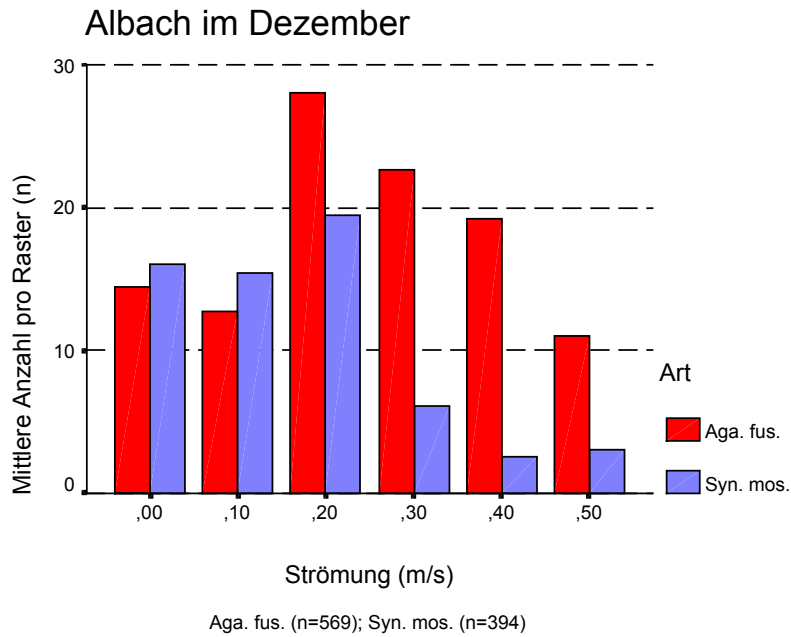


Abbildung 32: Verteilung der Larven in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit (gerundet) für *Agapetus fuscipes* im Quellbach bei Rauschholzhausen, *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* im Grubenbach sowie *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* im Albach als mittlere Individuenzahlen pro Kartierungsfläche (Raster).

Tabelle 29: Vergleich der Besiedlung unterschiedlicher Strömungsgeschwindigkeiten durch die Arten. Verglichen werden jeweils ausschließlich Ergebnisse desselben Kartierungstermins und -gewässers.

Grafik und Auswertung berücksichtigen ausschließlich die Dezember-Kartierung sowie für den Albach die Kartierung im April (U-Test nach Mann und Whitney)

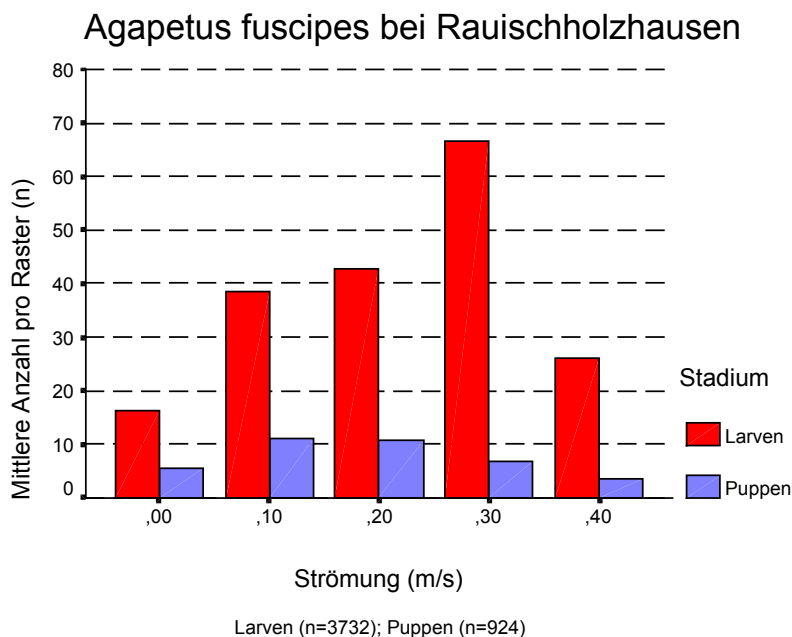
Gewässer:	Grubenbach (Dezember 1997)		Albach (Dezember 1997)		Albach (April 1998)	
Stadium	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	129	1331	569	394	322	1378
Mittelwert Strömungsgeschwindigkeit (m/s)	0,1977	0,1922	0,1846	0,1244	0,1882	0,1869
Mittlerer Rang	751,66	728,45	532,62	408,89	855,74	849,28
Z-Wert	-0,598		-6,804		-0,213	
Signifikanz (p)	0,550		<0,001		0,831	
	(-)		(***)		(-)	

Für den Vergleich zwischen Larven und Puppen sollen die Ergebnisse der Kartierung des Monats Mai herangezogen werden (vgl. Abbildung 33 und Tabelle 30).

Die Larven aller drei Arten besiedeln höhere Strömungsgeschwindigkeiten als die Puppen. So kann eine maximale Besiedlung für die Larven von *Agapetus fuscipes* bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,3 m/s, für beide *Synagapetus*-Arten gar bei 0,4 m/s festgestellt werden.

Die Puppen von *Agapetus fuscipes* erreichen ihre höchsten Dichten bei deutlich niedrigeren Strömungsgeschwindigkeiten zwischen 0,1 und 0,2 m/s, die der *Synagapetus*-Arten jeweils bei Strömungsgeschwindigkeiten um 0,2 m/s.

Der statistische Vergleich zwischen den Entwicklungsstadien führt für *Agapetus fuscipes* zu einem höchst signifikanten, für *Synagapetus iridipennis* zu einem sehr signifikanten und für *Synagapetus moselyi* zu einem signifikanten Ergebnis (vgl. Tabelle 28). Strömungsgeschwindigkeiten über 0,4 m/s können im Monat Mai in keinem der Untersuchungsgräber gemessen werden.



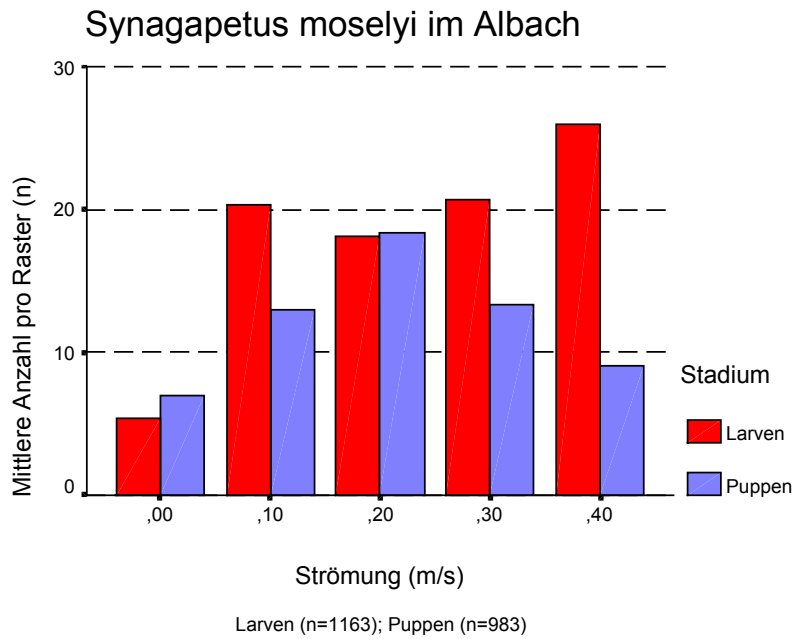
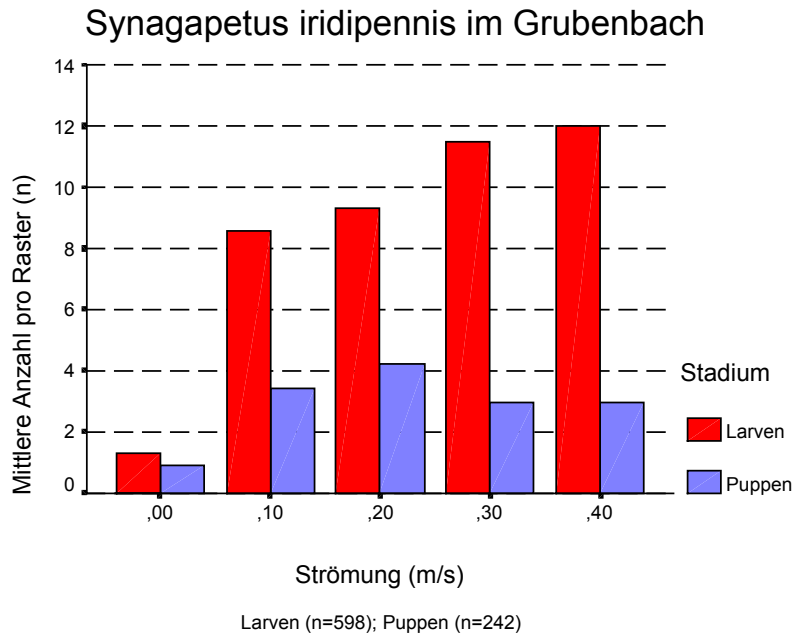


Abbildung 33: Verteilung von Larven und Puppen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit (gerundet) als mittlere Anzahlen pro Kartierungsfläche (Raster) für die drei untersuchten Arten im Monat Mai.

Tabelle 30: Vergleich der Aufenthaltsorte von Larven und Puppen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit im Monat Mai.
(U-Test nach Mann und Whitney)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i> (Quellbach bei Rauischholzhausen)		<i>Synagapetus iridipennis</i> (Grubenbach)		<i>Synagapetus moselyi</i> (Albach)	
Stadium	Larven	Puppen	Larven	Puppen ¹¹	Larven	Puppen
Anzahl (n)	3732	924	598	242	1162	981
Mittelwert Strömungsgeschwindigkeit (m/s)	0,1618	0,1386	0,1625	0,1440	0,1143	0,1052
Mittlerer Rang	2399,25	2042,74	434,68	385,46	1096,32	1043,20
Z-Wert	-7,229		-2,667		-1,984	
Signifikanz (p)	<0,001		0,008		0,047	
	(***)		(**)		(*)	

5.3.1.4 Die Verteilung der Arten in Abhängigkeit vom Substrattyp

Zur Ermittlung von Präferenzen der Arten und deren Entwicklungsstadien für bestimmte Substrattypen werden Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman und Kendall zwischen Besiedlungsdichte und dem prozentualen Anteil des Substrattyps am Sohlsubstrat pro Kartierungsraster errechnet. Tabelle 31 fasst die Ergebnisse zusammen. Negative Korrelationen werden im Folgenden als „meiden“, positive als „bevorzugen“ interpretiert. Zur Erhöhung der Übersichtlichkeit werden die Felder der Tabelle in Abhängigkeit von der Höhe der Korrelation gemäß Legendentext grau unterlegt. Steinige Substrate werden in Abhängigkeit von der Korngröße kartiert (Tabelle 23). Für die Auswertung wird als Summenwert der Parameter „Summe Steine“ eingeführt, welcher sich aus der Addition der unterschiedlichen Steingrößenklassenanteile ergibt. Diesem wird analog der Parameter „Summe Sonstiges“ gegenübergestellt. Auch für diese beiden Summenparameter werden Korrelationskoeffizienten berechnet.

Betrachtet man die Korrelationskoeffizienten für die Larven der Art *Agapetus fuscipes*, so ist jener für den Parameter „Summe Steine“ mit 0,335 am höchsten. Getrennt nach Größenklassen erreicht die Fraktion „Steine 1-5 cm“ die höchste Korrelation. Substrattypen wie „Totholz“, „Detritus“ oder „Schluff“ werden gemieden. Auffällig ist, dass zur Fraktion „Steine > 10 cm“ eine negative Korrelation festzustellen ist.

Ähnlich, jedoch mit deutlich höheren Korrelationskoeffizienten, lässt sich die Art *Synagapetus iridipennis* charakterisieren. Auch bei ihr ist die höchste Korrelation mit 0,507 für den Parameter „Summe Steine“ festzustellen. Diesem steht als negative Korrelation der Parameter „Summe Sonstiges“ mit $r = -0,482$ gegenüber. Innerhalb der Fraktion „Summe Steine“ ist die höchste Korrelation für die Fraktion „Steine 1-5 cm“ mit $r = 0,423$ festzustellen, innerhalb des Parameters „Summe Sonstiges“ die negativste zum „grob pflanzlichen Material“, bei dem es sich im Wesentlichen um Falllaub handelt.

Für *Synagapetus moselyi* ergibt sich beim Parameter „Summe Steine“ gar eine Korrelation von $r = 0,523$, dem die Summe Sonstiges mit $r = -0,517$ gegenübersteht. Auch hier liegt innerhalb des Parameters „Summe Sonstiges“ die höchste negative Korrelation bei der Fraktion „grob pflanzliches Material“ vor. Ein deutlicher Unter-

¹¹ Determination der Puppe unmöglich: Zuordnung durch Anteil der Art an der Gesamtemergenz abgesichert.

schied ergibt sich jedoch in der Besiedlung der steinigen Substrattypen. Die höchste Korrelation wird hier bei der Fraktion „Steine < 1cm“ mit $r = 0,506$ erreicht. Die Fraktion „Steine 1-5 cm“, bei der *Synagapetus iridipennis* den höchsten Wert erreicht, kommt nur auf einen Wert von 0,28.

Die Verpuppungsorte unterscheiden sich in der Substratbeschaffenheit bei den drei Arten nur unwesentlich von den Aufenthaltsorten der Larven. Hohe positive Korrelationen liegen auch hier für den Parameter „Summe Steine“ vor, wobei *Synagapetus iridipennis* sich bevorzugt an Stellen mit hohem Anteil der Fraktion „Steine 5-10 cm“ verpuppt, während die Larven die höchste Korrelation zur Fraktion „Steine 1-5 cm“ aufweisen. Hingegen erreicht *Synagapetus moselyi* ihre maximale Puppen- sowie Larvendichte in der Fraktion „Steine < 1cm“ und *Agapetus fuscipes* in der Fraktion „Steine 1-5 cm“.

Tabelle 31: Vergleich der Besiedlung der unterschiedlichen Substrattypen durch die Arten, getrennt nach Entwicklungsstadium.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

		<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
		Larven	Puppen	Larven	Puppen	Larven	Puppen
Totholz	r	-0,344	0,041	-0,109	-0,068	-0,020	-0,081
	p	0,000	0,572	0,049	0,313	0,687	0,252
	N	413	194	329	221	389	201
Detritus	r	-0,308	-0,286	-0,135	-0,142	-0,235	-0,233
	p	0,000	0,000	0,014	0,035	0,000	0,001
	N	413	194	329	221	389	201
Schluff	r	-0,156	0,152	-0,093	-0,117	0,045	-0,063
	p	0,001	0,034	0,091	0,084	0,375	0,378
	N	413	194	329	221	389	201
grob pflanzl. Material	r	0,008	0,029	-0,332	-0,209	-0,444	-0,425
	p	0,870	0,693	0,000	0,002	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201
Steine >10 cm	r	-0,106	-0,035	-0,128	0,101	-0,149	-0,119
	p	0,032	0,628	0,020	0,135	0,003	0,093
	N	413	194	329	221	389	201
Steine 5-10 cm	r	0,287	0,149	0,375	0,347	0,108	0,169
	p	0,000	0,038	0,000	0,000	0,033	0,017
	N	413	194	329	221	389	201
Steine 1-5 cm	r	0,299	0,374	0,423	0,105	0,280	0,339
	p	0,000	0,000	0,000	0,120	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201
Steine <1 cm	r	0,219	-0,010	0,244	0,119	0,506	0,468
	p	0,000	0,890	0,000	0,076	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201
Summe Steine	r	0,335	0,355	0,507	0,345	0,523	0,530
	p	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201
Summe Sonstiges	r	-0,218	-0,105	-0,482	-0,336	-0,517	-0,530
	p	0,000	0,144	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201

Legende: r: Korrelationskoeffizient (Farbcode: weiß: sehr geringe Korrelation; grau: geringe ($|r| = 0,2-0,5$) und mittlere Korrelation ($|r| > 0,5$); p: Irrtumswahrscheinlichkeit gegen 0; N: Anzahl der Wertepaare zwischen unabhängiger Variablen und der Anzahl an Individuen je Raster.

5.3.1.5 Der Aufenthaltsort der Arten an Steinen

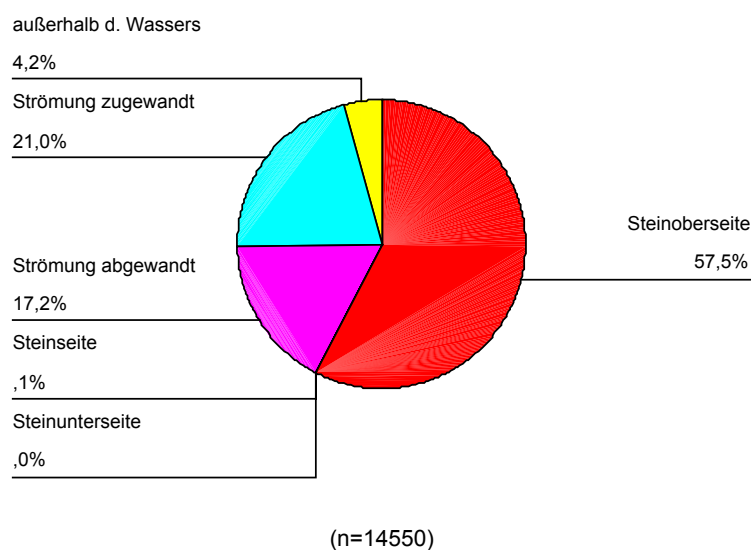
Neben der Bevorzugung bestimmter Substrattypen wird bei der Kartierung auch der Aufenthaltsort der Individuen für den Substrattyp „Steine“ mit erfasst. Die nachfolgende Übersicht (Abbildung 34) veranschaulicht die Ergebnisse für die Entwicklungsphase „Larve“ getrennt nach Art.

Für die Larven aller drei Arten kann festgestellt werden, dass der bevorzugte Aufenthaltsort die Steinoberseite ist. 57,5% der *Agapetus fuscipes*-Larven, 59% der *Synagapetus iridipennis*-Larven und gar 67% der *Synagapetus moselyi*-Larven befinden sich dort. Neben der Steinoberseite spielt als Aufenthaltsort die strömungszugewandte sowie die strömungsabgewandte Seite der Steine eine Rolle. Sowohl bei *Agapetus fuscipes* als auch bei *Synagapetus moselyi* ist der Anteil an Tieren mit einem dieser Aufenthaltsorte in etwa ausgeglichen. Von der Art *Synagapetus iridipennis* halten sich deutlich mehr Tiere der Strömung abgewandt (28,5%) als zugewandt (10,9%) auf. Eine differenzierte Betrachtung der Habitatwahl in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit wird im folgenden Teil der Untersuchung durchgeführt.

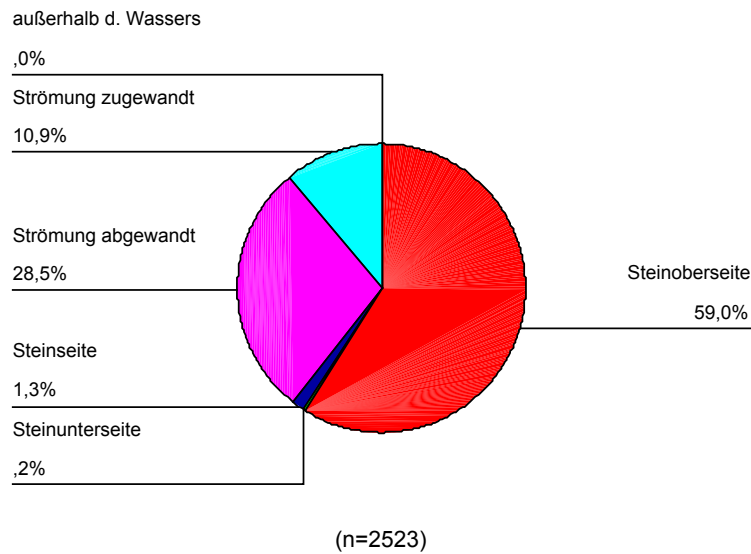
Vergleicht man die Aufenthaltsorte „Steinoberseite“, „Strömung zugewandt“ und „Strömung abgewandt“ miteinander (Tabelle 32), so wird die Steinoberseite von den Larven aller drei Arten höchst signifikant häufiger frequentiert.

Sowohl die Steinunterseite als auch die Steinseiten spielen als Aufenthaltsorte eine untergeordnete Rolle. Beachtenswert ist der hohe Anteil an *Agapetus fuscipes*-Larven, die sich außerhalb des eigentlichen Wasserkörpers befinden (4,2%). Sie halten sich in einem mehr oder minder dünnen Wasserfilm auf, welcher die herausragenden Steine überzieht. Dieser Aufenthaltsort wird von beiden *Synagapetus*-Arten trotz Verfügbarkeit praktisch nicht frequentiert. Der beschriebene Aufenthaltsort „außerhalb des Wassers“ ist nicht zu verwechseln mit dem Lebensraum der „Fauna hygropetrica“ (Thienemann 1910), welcher sich durch einen dünnen, jedoch langsam die Substrate überrieselnden Wasserfilm charakterisieren lässt.

Agapetus fuscipes-Larven



Synagapetus iridipennis-Larven



Synagapetus moselyi-Larven

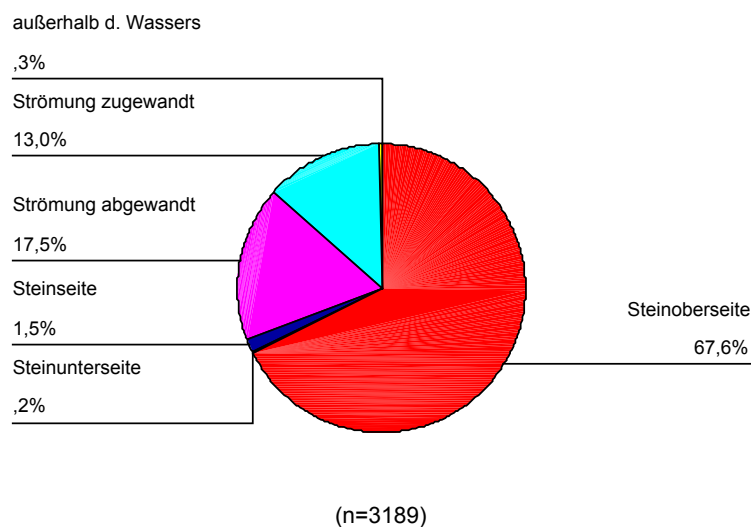


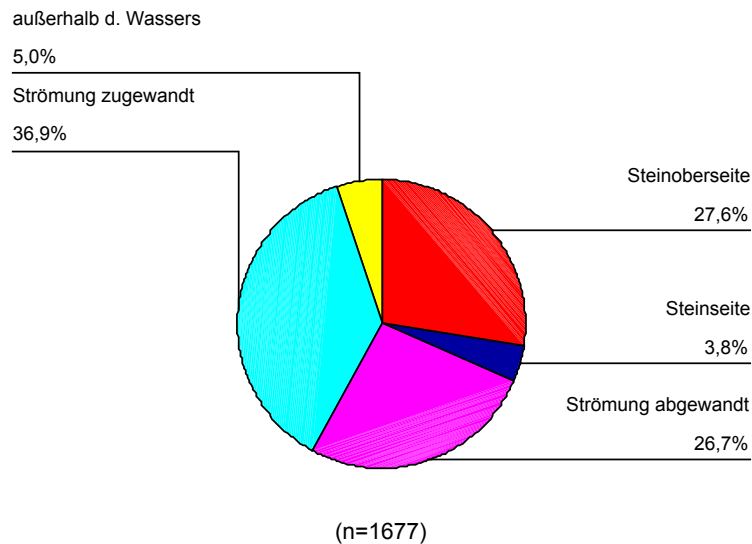
Abbildung 34: Aufenthaltsorte der Larven der untersuchten Arten an Steinen.

Für die Puppen aller drei Arten spielt der Aufenthaltsort „Steinoberseite“ eine deutlich geringere Rolle. So finden lediglich 27,9% der Verpuppungen von *Agapetus fuscipes*, 20% von *Synagapetus iridipennis* und gar nur 11,9 % von *Synagapetus moselyi* auf Steinoberseiten statt. Der am häufigsten bevorzugte Ort der Verpuppung ist für *Agapetus fuscipes* die strömungszugewandte (36,9%), für *Synagapetus moselyi* die strömungsabgewandte Seite der Steine (49,3%). Von *Synagapetus iridipennis* werden beide Seiten etwa gleich häufig frequentiert.

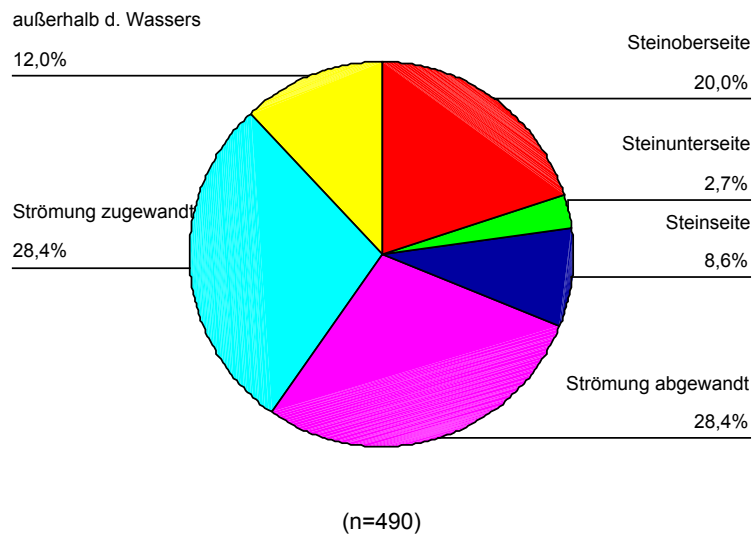
In Tabelle 32 werden auch für die Puppen die Aufenthalte „Steinoberseite“, „Strömung zugewandt“ und „Strömung abgewandt“ miteinander verglichen. Bei allen drei Arten äußert sich die geringe Frequentierung der Steinoberseite in den hohen negativen, standardisierten Residuen. Sowohl für *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus moselyi* sind die Unterschiede höchst signifikant, für *Synagapetus iridipennis* signifikant.

Die erfassten Aufenthaltsorte „Steinseite“ und „Steinunterseite“ spielen für die Verpuppung fast keine Rolle. Der hohe Anteil von 12,0% der *Synagapetus iridipennis*-Puppen sowie 6,4% der *Synagapetus moselyi*-Puppen außerhalb des Wasserkörpers ließe sich mit dem frühjährlichen Rückgang des Wasserstandes erklären.

Agapetus fuscipes-Puppen



Synagapetus iridipennis-Puppen



Synagapetus moselyi-Puppen

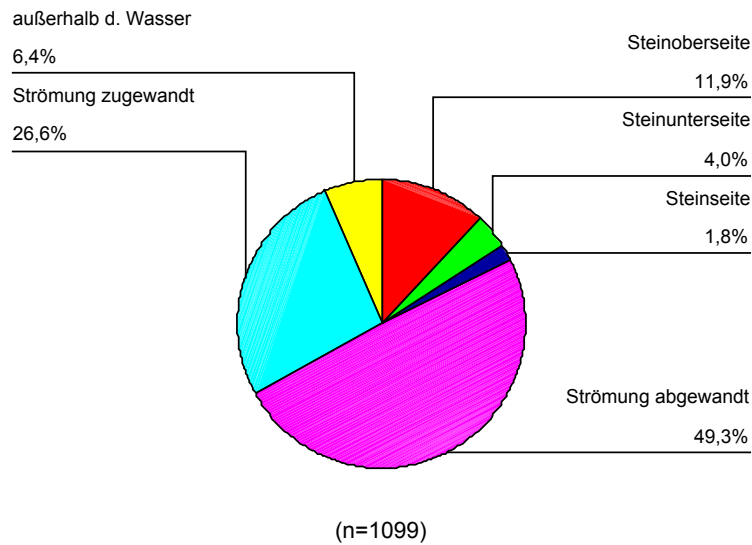


Abbildung 35: Aufenthaltsorte der Puppen der untersuchten Arten an Steinen.

Tabelle 32: Vergleich der Aufenthaltsorte von Larven und Puppen der untersuchten Arten an Steinen.

(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Larvenstadium</i>		
Aufenthaltsort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	8372	2501	3052
Erwartete Anzahl (n)	4641,7	4641,7	4641,7
Standardisiertes Residuum	54,75	-31,42	-23,33
Chi-Quadrat	4529,60		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		
	<i>Puppenstadium</i>		
Aufenthaltsort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	463	448	618
Erwartete Anzahl (n)	509,7	509,7	509,7
Standardisiertes Residuum	-2,07	-2,73	4,80
Chi-Quadrat	34,761		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		

<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Larvenstadium</i>		
Aufenthaltort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	1489	719	276
Erwartete Anzahl (n)	828	828	828
Standardisiertes Residuum	22,97	-3,79	-19,18
Chi-Quadrat	910,031		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		
	<i>Puppenstadium</i>		
Aufenthaltort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	98	139	139
Erwartete Anzahl (n)	125,3	125,3	125,3
Standardisiertes Residuum	-2,44	1,22	1,22
Chi-Quadrat	8,941		
Signifikanz (p)	0,011		
	(*)		
<i>Synagapetus moselyi</i>	<i>Larvenstadium</i>		
Aufenthaltort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	2155	559	414
Erwartete Anzahl (n)	1042,7	1042,7	1042,7
Standardisiertes Residuum	34,45	-14,98	-19,47
Chi-Quadrat	1790,07		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		
	<i>Puppenstadium</i>		
Aufenthaltort:	Steinoberseite	Strömung abgewandt	Strömung zugewandt
Individuenzahl (n)	131	542	292
Erwartete Anzahl (n)	321,7	321,7	321,7
Standardisiertes Residuum	-10,63	12,28	-1,66
Chi-Quadrat	266,68		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		

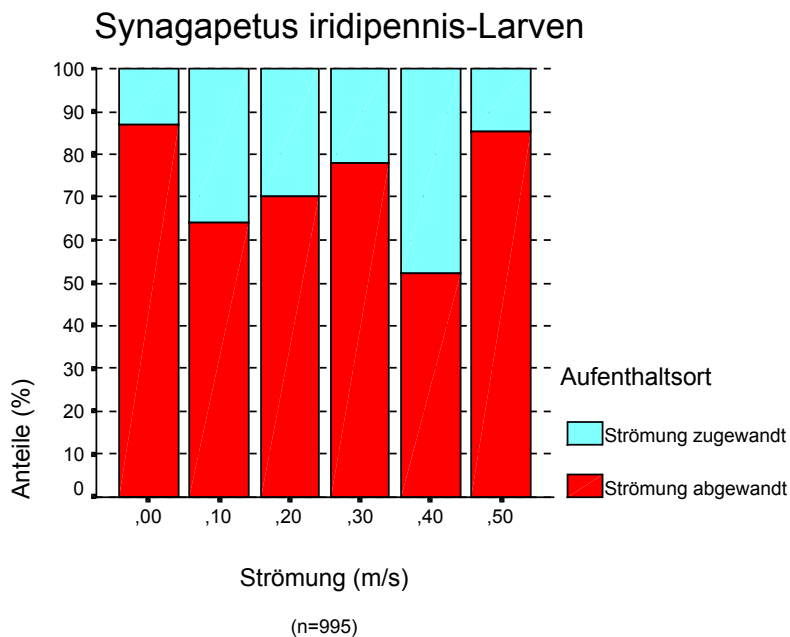
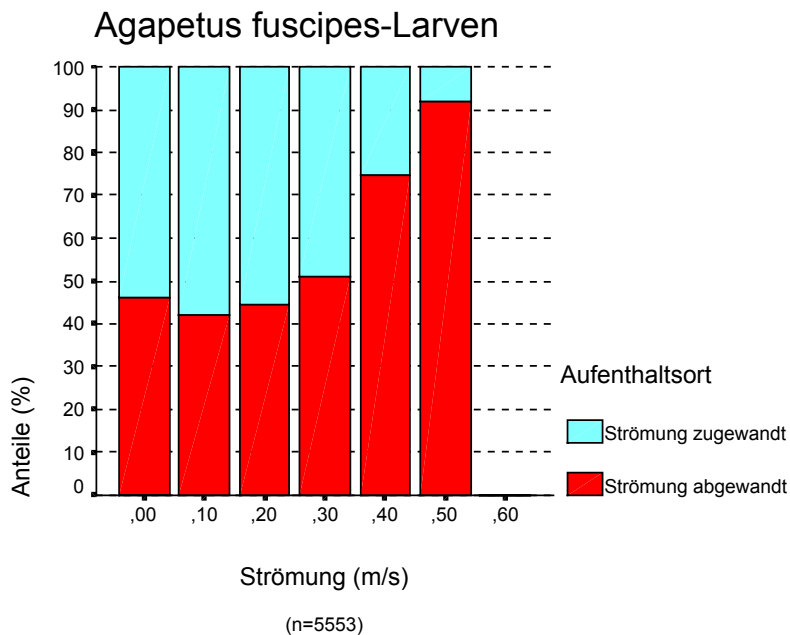
5.3.1.6 Der Aufenthaltsort an Steinen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit

Für jedes Kartierungsrastrer liegen sowohl Informationen zur Strömungsgeschwindigkeit als auch zum Aufenthaltsort der Larven an den Steinen vor. Somit kann die Wahl des Aufenthaltsortes an Steinen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit dargestellt werden.

Auch für diesen Teil der Untersuchung wird die gemessene Strömungsgeschwindigkeit durch Rundung in Strömungsbereiche überführt. Es findet eine Betrachtung des Verhältnisses von „der Strömung zugewandten“ zu „der Strömung abgewandten“ Tieren in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit statt. Die nachfolgende Abbildung 36 stellt die Ergebnisse dar.

Sowohl die Larven von *Agapetus fuscipes* als auch jene von *Synagapetus moselyi* bevorzugen bei zunehmenden Strömungsgeschwindigkeiten die strömungsabgewandten Seiten der Steine. Einzig *Synagapetus iridipennis* zeigt diese Tendenz nicht. Diese Art scheint unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit die strömungsabgewandten Steinseiten generell zu bevorzugen.

Für sämtliche strömungzugewandten sowie strömungsabgewandten Tiere wird eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit errechnet. Die Ergebnisse dieser Berechnung sind in Tabelle 33 zusammengefasst. Es zeigt sich, dass die errechneten mittleren Strömungsgeschwindigkeiten der strömungzugewandten Tiere für *Agapetus fuscipes* höchst signifikant, für *Synagapetus moselyi* signifikant niedriger sind als jene der abgewandt positionierten Tiere. Dies bestätigt, dass bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten bevorzugt die strömungsabgewandte, bei niedrigen die strömungzugewandte Seite von Steinen frequentiert wird. Für die Art *Synagapetus iridipennis* ist kein Unterschied nachweisbar.



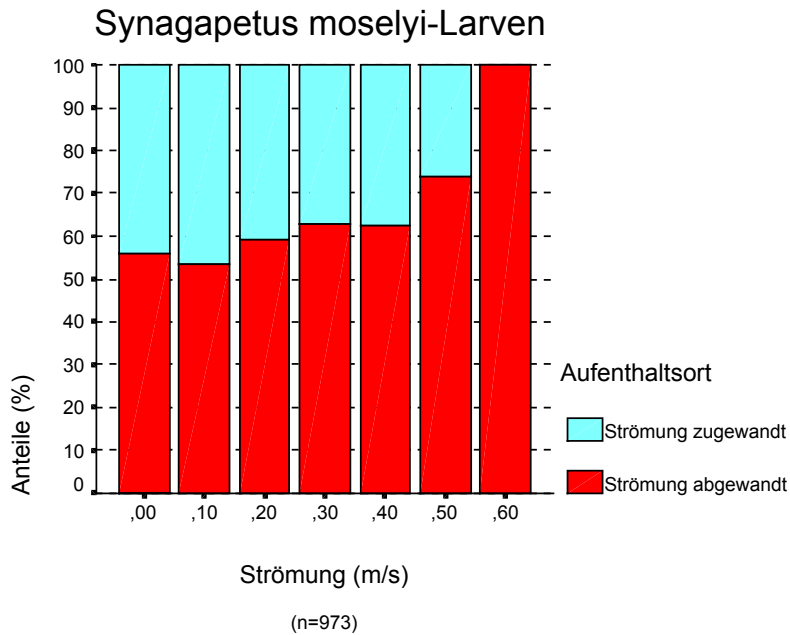


Abbildung 36: Prozentuale Anteile der Aufenthaltsorte der Larven an Steinen in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit.

Tabelle 33: Vergleich der Strömungsgeschwindigkeiten zwischen den Aufenthaltsorten „Strömung zugewandt“ und „Strömung abgewandt“ der Larven der drei Arten.
(U-Test nach Mann und Whitney)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
Aufenthaltort	„zugewandt“	„abgewandt“	„zugewandt“	„abgewandt“	„zugewandt“	„abgewandt“
Anzahl (n)	3052	2501	276	719	414	559
Mittelwert Strömungsgeschwindigkeit (m/s)	0,1291	0,1452	0,1716	0,1738	0,1359	0,1528
Mittlerer Rang	2682,45	2892,38	505,78	495,02	464,50	503,66
Z-Wert	-4,86		-0,529		-2,151	
Signifikanz (p)	<0,001 (***)		0,597 (-)		0,031 (*)	

5.3.1.7 Abschätzung des Einflusses der Parameter auf die Besiedlung

Die vorgenommene Auswertung des jeweiligen Zusammenhangs zwischen der Ausprägung eines Parameters und der Besiedlungsdichte lässt nur indirekt Schlüsse auf die Bedeutung des Parameters für die Besiedlung durch die Arten zu.

Eine Möglichkeit der gesamtheitlichen Betrachtung liefert die Berechnung von Korrelationskoeffizienten zwischen der Ausprägung des Parameters und der jeweiligen Besiedlungsdichte. Diese Methode wird bereits bei der Analyse der Präferenzen für bestimmte Substrattypen (vgl. hierzu Kapitel 5.3.1.4) angewendet.

In Analogie dazu werden wieder positive Korrelationskoeffizienten als „bevorzugen“, negative hingegen als „meiden“ interpretiert. Es wird davon ausgegangen, dass sich die Bedeutung des Parameters auf die Besiedlung unmittelbar im Betrag des Korrelationskoeffizienten niederschlägt.

Tabelle 34 fasst sämtliche Ergebnisse der Korrelationsberechnungen für die Entwicklungsstadien „Larve“ und „Puppe“ nach Arten getrennt zusammen. Zur besseren

Übersichtlichkeit werden auch hier wieder die Felder der Tabelle in Abhängigkeit von der Höhe des Betrages der Korrelation gemäß Legendentext grau unterlegt.

Für die Larven der Art *Agapetus fuscipes* können ausschließlich sehr geringe bis geringe Korrelationen zwischen den untersuchten Parametern und der Besiedlungsdichte nachgewiesen werden. Am höchsten sind dabei die Korrelationen zu den Parametern „Summe Steine“, „Uferentfernung“ und „Strömung“.

Deutlich höhere Korrelationen sind für die Larven der beiden *Synagapetus*-Arten festzustellen. Dabei erreicht die Art *Synagapetus iridipennis* für die Parameter „Uferentfernung“ sowie „Strömung“ vergleichsweise hohe Korrelationen. Die errechnete Korrelation zum Parameter „Strömung“ ist mit 0,743 die höchste überhaupt. Für die Art *Synagapetus moselyi* lassen sich zu allen untersuchten Parametern mittlere Korrelationen errechnen. Auch bei dieser Art lässt sich die höchste Korrelation für den Parameter „Strömung“ errechnen. Dieser Parameter hat somit für alle drei untersuchten Arten den höchsten Einfluss auf die Besiedlung von Mikrohabitaten.

Für das Entwicklungsstadium „Puppe“ zeigt sich ein ähnliches Bild. Auch hier lässt sich die hohe Bedeutung des Parameters „Strömung“ für beide *Synagapetus*-Arten erkennen. Die Puppen von *Agapetus fuscipes* weisen jedoch zu diesem Parameter nur eine sehr geringe Korrelation auf. Die höchste Korrelation, wenn auch bei niedrigem Korrelationskoeffizienten, ist für diese Art für die Fraktion „Summe Steine“ festzustellen.

Tabelle 34: Abschätzung der Bedeutung der einzelnen Parameter für die Besiedlung der Habitate durch die Entwicklungsstadien „Larve“ und „Puppe“ der untersuchten Arten.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

		<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
		Larven	Puppen	Larven	Puppen	Larven	Puppen
Uferentfernung	R	0,351	0,082	0,584	0,360	0,507	0,549
	P	0,000	0,353	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	273	130	189	126	252	126
Wassertiefe	R	0,194	0,018	0,481	0,452	0,526	0,598
	P	0,000	0,806	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	407	188	315	206	388	200
Strömung	R	0,397	0,189	0,743	0,525	0,612	0,666
	P	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	407	188	315	206	388	200
Summe Steine	R	0,335	0,355	0,507	0,345	0,523	0,530
	P	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201
Summe Sonstiges	R	-0,218	-0,105	-0,482	-0,336	-0,517	-0,530
	P	0,000	0,144	0,000	0,000	0,000	0,000
	N	413	194	329	221	389	201

Legende: r: Korrelationskoeffizient (Farbcode: weiß: sehr geringe Korrelation; grau: geringe, mittlere und hohe Korrelation); p: Irrtumswahrscheinlichkeit gegen 0; N: Anzahl der Wertepaare zwischen unabhängiger Variablen und Anzahl je Raster.

5.3.2 Die Imaginalphase

5.3.2.1 Anzahl geschlüpfter Imagines an den Untersuchungsgewässern

Vergleicht man die Anzahl geschlüpfter Imagines in Abhängigkeit von Untersuchungsgewässern und untersuchtem Querprofil, so fallen zunächst deutliche Unterschiede zwischen den Gewässern auf. Während im Quellbach bei Rauschholzhausen in den drei Eklektoren insgesamt 3192 Imagines gefangen werden, schlüpfen im Albach mit 1684 Tieren nur etwa die Hälfte der Tiere. Im Grubenbach können sogar nur 202 Tiere in den drei Eklektoren gefangen werden. Die Unterschiede im Schlupf erreichen dabei höchstes Signifikanzniveau (vgl. Tabelle 35).

Rechnet man die absoluten Individuenzahlen auf Individuen pro Quadratmeter um, so erhält man für den Quellbach bei Rauschholzhausen eine Abundanz von 2128, für den Albach von 1123 und für den Grubenbach von 134 geschlüpften Individuen pro Quadratmeter Bachfläche.

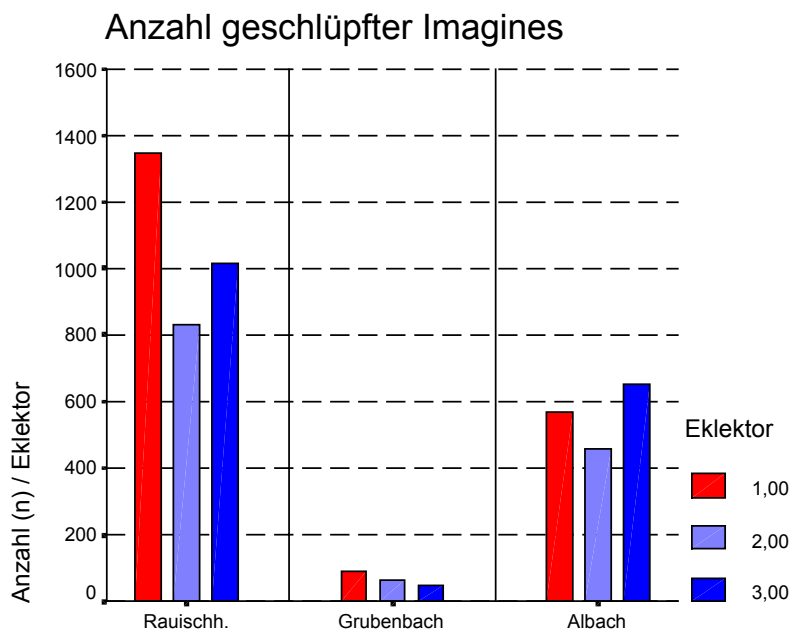


Abbildung 37: Anzahl geschlüpfter Glossosomatiden-Imagines pro Eklektor (Fläche 0,5 m²) und Untersuchungsgewässer.

Tabelle 35: Emergenz in Abhängigkeit von den Gewässern.

(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

	Gewässer		
	Quellbach bei Rauschholzhausen	Grubenbach	Albach
Individuenzahl geschl.(n)	3192	202	1684
Erwartete Anzahl (n)	1692,7	1692,7	1692,7
Standardisiertes Residuum	36,44	-36,23	-0,21
Chi-Quadrat	2640,9		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	<0,001		
	(***)		

5.3.2.2 Prozentuale Verteilung der Arten an den Untersuchungsgewässern

Von besonderer Bedeutung ist die Betrachtung der prozentualen Anteile der Arten (Abbildung 38). Der Quellbach bei Rauischholzhausen ist dabei durch das ausschließliche Vorkommen von *Agapetus fuscipes* charakterisiert. In beiden anderen Untersuchungsgewässern kommen neben der im Gewässer dominanten Art auch die beiden anderen untersuchten Arten in geringen Anteilen vor. Dabei beträgt der Anteil von *Agapetus fuscipes* an der Glossosomatidenemergenz im Grubenbach 15,3%, im Albach 16,2%. Der Anteil von 1,5% an *Synagapetus moselyi* im Grubenbach sowie von 1,3% an *Synagapetus iridipennis* im Albach ist hingegen sehr gering. Auffallend ist, dass *Agapetus fuscipes* an allen Untersuchungsstellen nachgewiesen werden kann.

Setzt man eine Übertragbarkeit der Ergebnisse der prozentualen Verteilung auf andere Entwicklungsstadien voraus, können die drei Arten als für das jeweilige Hauptuntersuchungsgewässer charakteristisch angesehen werden. Der Anteil an Individuen anderer Art ist jedoch bei der Interpretation der Ergebnisse, die sich auf Daten des Albachs und des Grubenbachs stützen, als Fehlerquelle zu berücksichtigen.

Da jedoch *Agapetus fuscipes* im Larvenstadium eindeutig von den *Synagapetus*-Arten zu unterscheiden ist, kann mit einer sehr geringen, durch Verwechslung bedingten Fehlerquelle gerechnet werden.

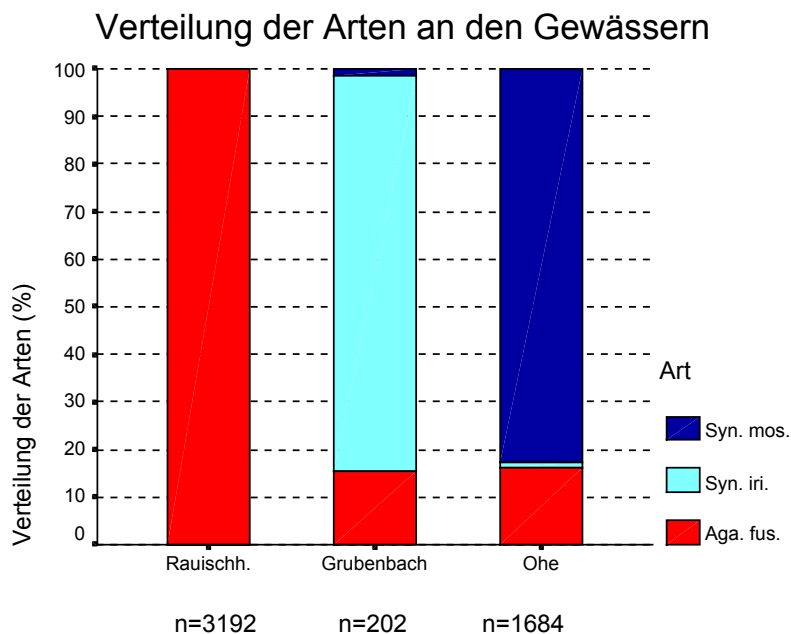


Abbildung 38: Verteilung der drei untersuchten Arten an der Glossosomatidenemergenz.

5.3.2.3 Jahreszeitlicher Schlupfverlauf

Die folgenden Grafiken geben einen Überblick über den jahreszeitlichen Schlupfverlauf an den drei Untersuchungsgewässern. Dabei werden jeweils die Emergenzen aller drei Eklektoren pro Gewässer summiert.

Die beiden ersten Grafiken stellen die Schlupfentwicklung für *Agapetus fuscipes* dar und bieten einen Vergleich zwischen dem Quellbach bei Rauischholzhausen und dem Albach. Der Schlupf verläuft an den drei Eklektoren eines Gewässers nahezu synchron. Zwischen den beiden Gewässern sind jedoch erhebliche Unterschiede im Schlupfverlauf festzustellen. Während der Schlupf am Albach bis zum 15.07. prak-

tisch abgeschlossen ist, schlüpfen im Quellbach bei Rauischholzhausen bis zum 21.10. Imagines in beträchtlicher Menge. Das Schlupfmaximum wird am Albach am 17.06., am Quellbach bei Rauischholzhausen ein erstes am 05.07. und ein noch größeres zweites am 22.07 erreicht. Die Unterschiede im jahreszeitlichen Schlupfverlauf von *Agapetus fuscipes* an den beiden Gewässern erreichen höchstes Signifikanzniveau.

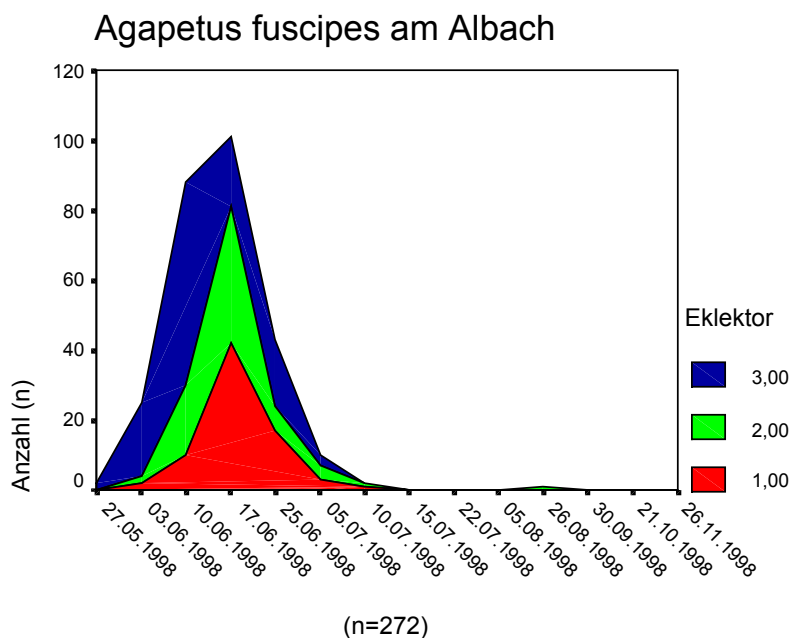
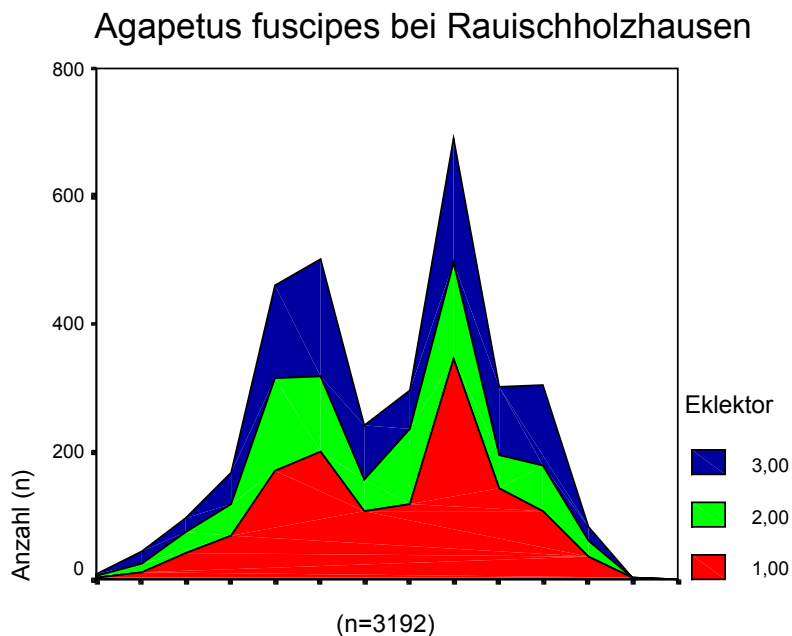


Abbildung 39: Schlupfverlauf von *Agapetus fuscipes* im Jahr 1998 an den Gewässern Quellbach bei Rauischholzhausen und Albach. Die Anzahl der in den Eklektoren geschlüpften Individuen wird summiert. Die Zeitachse gilt für beide Darstellungen.

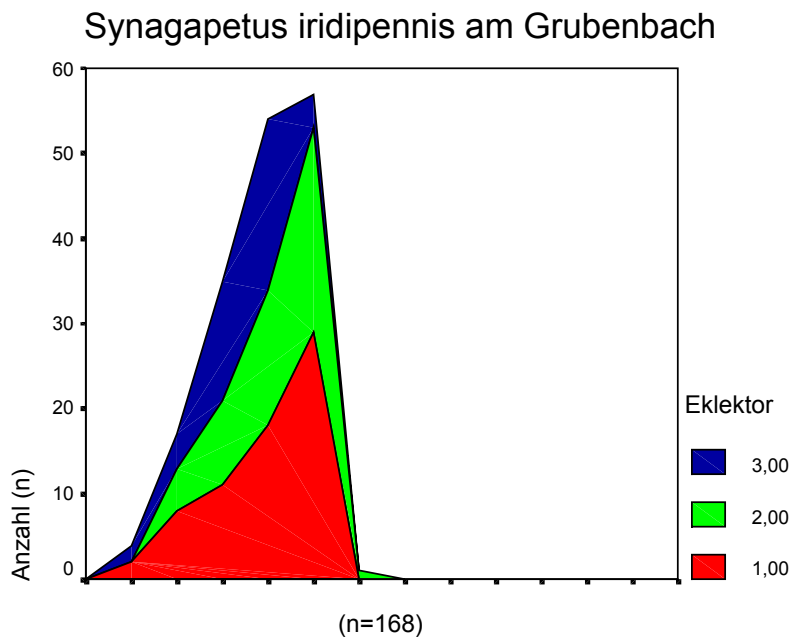
Tabelle 36: Schlupfverlauf von *Agapetus fuscipes*: Vergleich zwischen dem Quellbach bei Rauschholzhausen und dem Albach.

(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Gewässer	<i>Rauschholzhausen</i>	<i>Albach</i>
Anzahl (n)	3192	272
Mittleres Schlupfdatum	16.07.98	15.06.98
Mittlerer Rang	1845,89	401,82
Z-Wert	-23,06	
Signifikanz (p)	<0,001	
	(***)	

Der Schlupfverlauf von *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* am Albach (vgl. Abbildung 39 mit Abbildung 40) gleicht sich sehr. Auch *Synagapetus moselyi* hat ihr Schlupfmaximum am 17.06. Nach dem 22.07. schlüpfen Individuen dieser Art nur noch vereinzelt. Der Schlupfverlauf von *Synagapetus iridipennis* am Grubenbach gleicht dem von *Synagapetus moselyi* am Albach, selbst wenn hier das Maximum erst am 05.07. erreicht wird.

Die Phänologie des Schlupfes ist demnach weniger art- als vielmehr gewässerabhängig.



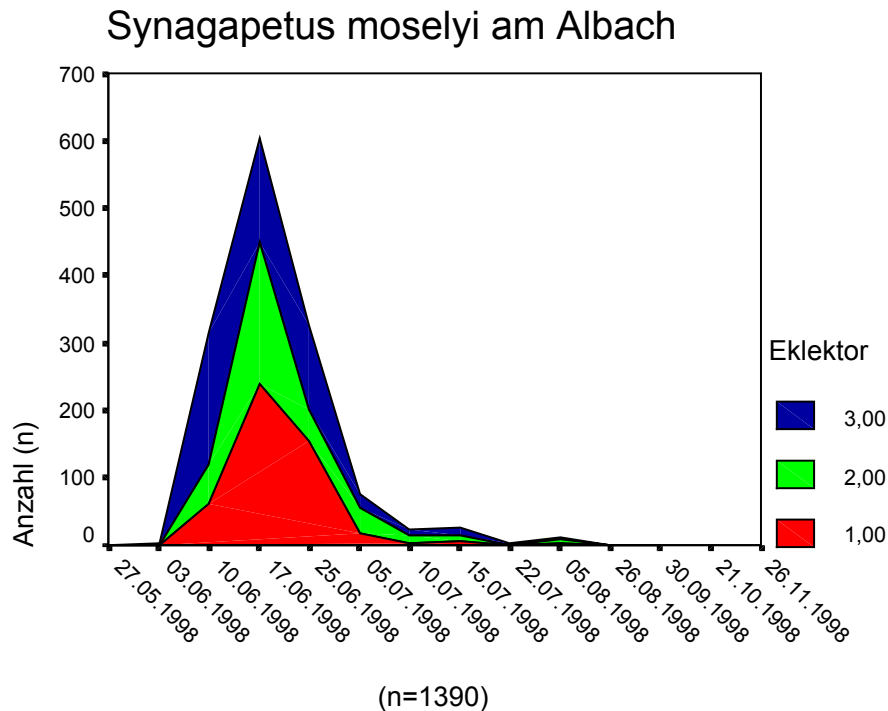


Abbildung 40: Schlupfverlauf von *Synagapetus iridipennis* am Grubenbach und von *Synagapetus moselyi* am Albach im Jahr 1998.

Nachfolgende Tabelle fasst die Ergebnisse der Untersuchung des jahreszeitlichen Emergenzverlaufs zusammen. Dabei wird ausschließlich der Schlupf an dem, für die Art charakteristischen Gewässer berücksichtigt. Zum statistischen Vergleich wird ein mittleres Schlupfdatum für jede Art errechnet. Die Unterschiede zwischen den Arten sind höchst signifikant.

Tabelle 37: Das jahreszeitliche Schlüpfen der Arten im Vergleich.

(H-Test nach Kruskal und Wallis; Paarweiser Vergleich: U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i> am Quellbach bei Rauischholzhausen	<i>Synagapetus iridipennis</i> am Grubenbach	<i>Synagapetus moselyi</i> am Albach
Anzahl (n)	3192	168	1390
Mittleres Schlupfdatum	16.07.98	24.06.98	19.06.98
Mittlerer Rang	2953,99	1614,59	1139,06
Chi-Quadrat	1781,17		
Freiheitsgrade (df)	2		
Signifikanz (p)	<0.001		
	(***)		
<i>Paarweiser Vergleich</i>			
Aga.fus. / Syn.iri. Z-Wert /Signifikanz (p)	-13,94 / <0,001 (***)		-
Syn.iri. / Syn.mos. Z-Wert /Signifikanz (p)	-	-7,873 / <0,001 (***)	
Aga.fus. / Syn.mos. Z-Wert /Signifikanz (p)	-41,102 / <0.001 (***)		

5.3.2.4 Das Geschlechterverhältnis in Abhängigkeit von der Art

Vergleicht man den Anteil von Männchen und Weibchen der Arten, so fällt sowohl für *Agapetus fuscipes* (62%) als auch für *Synagapetus moselyi* (55%) ein deutlicher Überschuss an Männchen auf. Dieser Überschuss ist bei beiden Arten höchst signifikant. Hingegen kann für *Synagapetus iridipennis* (52%) ein fast ausgeglichenes Geschlechterverhältnis festgestellt werden.

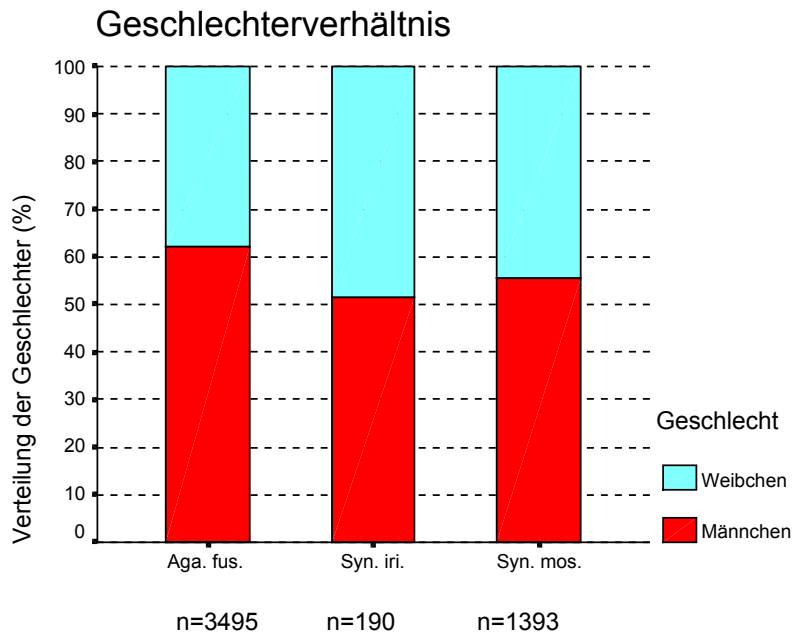


Abbildung 41: Geschlechterverhältnis der drei untersuchten Arten für die Emergenz des Jahres 1998.

Tabelle 38: Geschlechterverhältnis der untersuchten Arten (sämtliche geschlüpften Individuen berücksichtigt).

(Chi-Quadrat Einzeltest)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Individuenzahl geschlüpft (n)	2172	1323	98	92	771	622
Erwartete Anzahl	1747,5	1747,5	95	95	696,5	696,5
Chi-Quadrat	206,24		0,19		15,938	
Signifikanz (p)	< 0,001		0,663		< 0,001	
	(***)		(-)		(***)	

Neben dem absoluten Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen wird auch dessen jahreszeitliche Entwicklung untersucht. Dabei zeigt sich, dass bei allen drei betrachteten Arten der Anteil an Männchen zu Beginn der Schlupfperiode besonders hoch ist, jedoch mit fortschreitender Jahreszeit kontinuierlich abnimmt. Durch Errechnen mittlerer Schlupfzeitpunkte für beide Geschlechter ist ein statistischer Vergleich zwischen dem Schlupfdatum der Männchen und dem der Weibchen möglich (Ergebnisse in Tabelle 39). Für *Agapetus fuscipes* lässt sich ein höchst signifikant,

für *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi* ein signifikant früherer Schlupf der Männchen belegen.

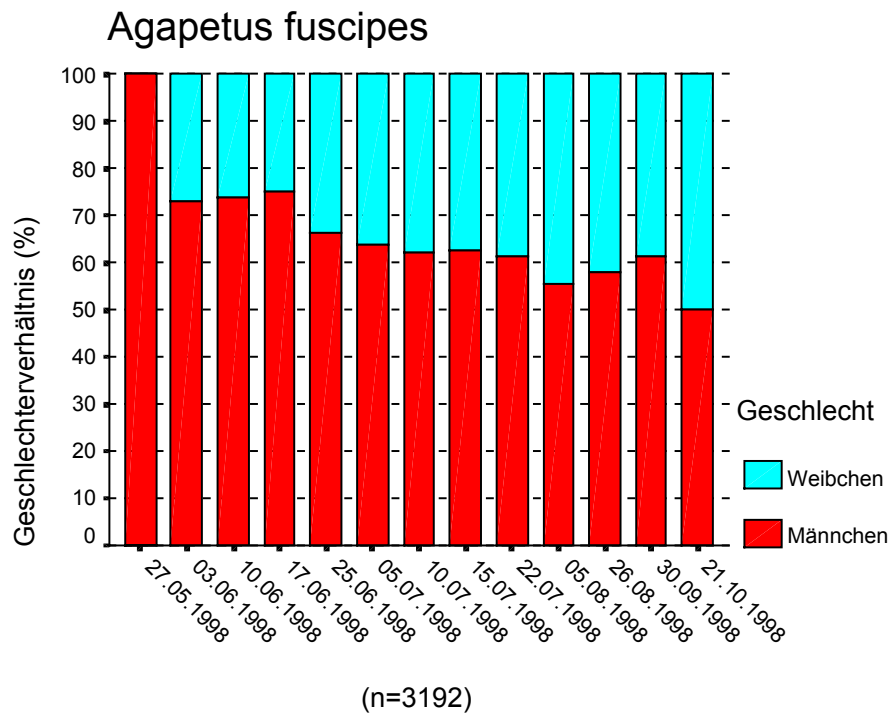


Abbildung 42: Zeitliche Veränderung des Geschlechterverhältnisses für *Agapetus fuscipes* im Jahr 1998. Alle Tiere stammen aus dem Quellbach bei Rauischholzhausen.

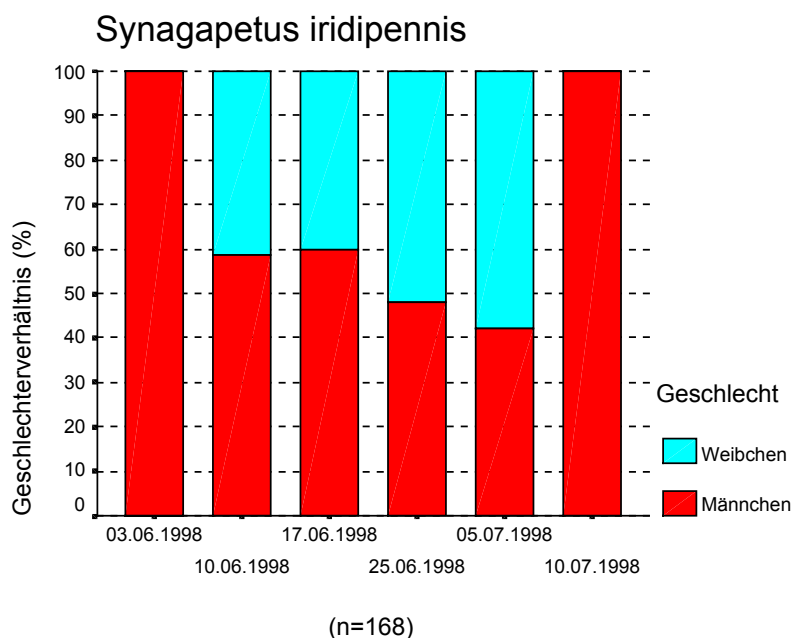


Abbildung 43: Zeitliche Veränderung des Geschlechterverhältnisses für *Synagapetus iridipennis* im Jahr 1998. Alle Tiere stammen aus dem Grubenbach.

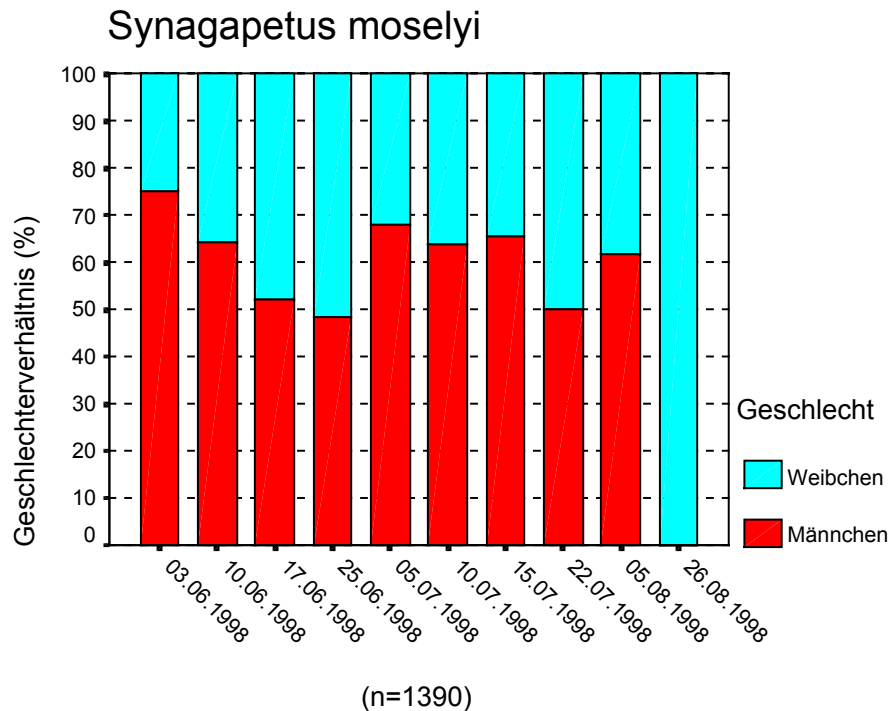


Abbildung 44: Zeitliche Veränderung des Geschlechterverhältnisses für *Synagapetus moselyi* im Jahr 1998. Alle Tiere stammen aus dem Albach.

Tabelle 39: Vergleich des jahreszeitlichen Schlupfverlaufs beider Geschlechter für die untersuchten Arten (nur Individuen des Gewässers mit Hauptvorkommen der jeweiligen Art berücksichtigt).

(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Geschlecht	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Individuenzahl geschlüpft(n)	2009	1183	86	82	770	620
Mittleres Schlupfdatum	15.07.98	19.07.98	23.06.98	26.06.98	19.06.98	19.06.98
Mittlerer Rang	1534,57	1701,68	77,14	92,22	676,67	718,89
Z-Wert	-4,998		-2,097		-2,063	
Signifikanz (p)	<0,001		0,036		0,039	
	(***)		(*)		(*)	

5.3.2.5 Biometrische Untersuchungen an den Imagines

Wie bereits unter 5.2.6 dargestellt, werden zur biometrischen Charakterisierung der Imagines zwei Maße verwendet. Dabei handelt es sich um die Länge der Vorderflügel und um das Trockengewicht. Zwischen diesen beiden Maßen besteht eine hohe Korrelation, wie Abbildung 45 bis Abbildung 47 sowie die Korrelationskoeffizienten belegen (Tabelle 40). Diese liegen sowohl für *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus moselyi* für beide Geschlechter bei über 0,8, für *Synagapetus iridipennis* für die Weibchen bei 0,78, für die Männchen bei 0,832, weshalb bei den folgenden biometrischen Betrachtungen ausschließlich die Flügellänge berücksichtigt wird. Nur wenn die Verwendung des Trockengewichtes zu abweichenden Aussagen führt oder

eine Aussage dadurch schlüssiger belegt werden kann, wird dieses Maß ebenfalls herangezogen. Die tabellarischen Darstellungen der Ergebnisse enthalten beide Variablen.

Tabelle 40: Gewicht in Abhängigkeit von der Flügellänge.

(Korrelationskoeffizient nach Pearson; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov sowie einfache lineare Regression mit Gleichung: $\text{Gewicht} = b \cdot \text{Flügellänge} + a$)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Korrelationsberechnung:						
Anzahl (N)	213	186	99	116	139	129
Korrelationskoeffizient nach Pearson (r)	0,878	0,845	0,832	0,787	0,911	0,850
Signifikanz (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Regressionsberechnung:						
Regressionskoeffizient b	0,213	0,281	0,175	0,228	0,174	0,272
Ordinatenabschnitt a	-0,651	-0,917	-0,585	-0,736	-0,626	-0,992
R-Quadrat (Bestimmtheitsmaß)	0,770	0,715	0,692	0,620	0,831	0,722
Prüfgröße F	706,55	461,03	217,54	186,03	672,13	329,75
Signifikanz (p)	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001

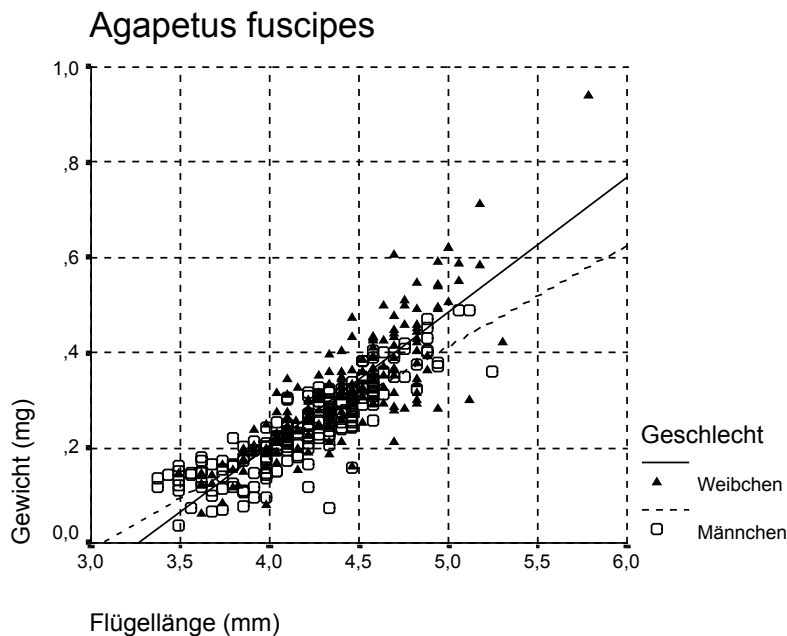


Abbildung 45: Zusammenhang von Trockengewicht und Flügellänge für *Agapetus fuscipes* in Abhängigkeit vom Geschlecht.

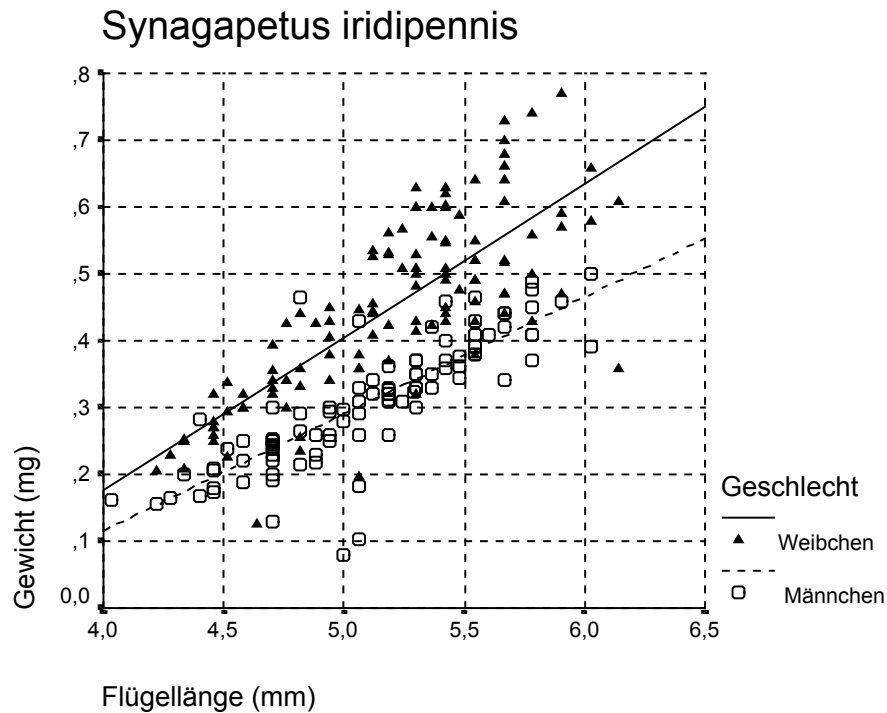


Abbildung 46: Zusammenhang von Trockengewicht und Flügelänge für *Synagapetus iridipennis* in Abhängigkeit vom Geschlecht.

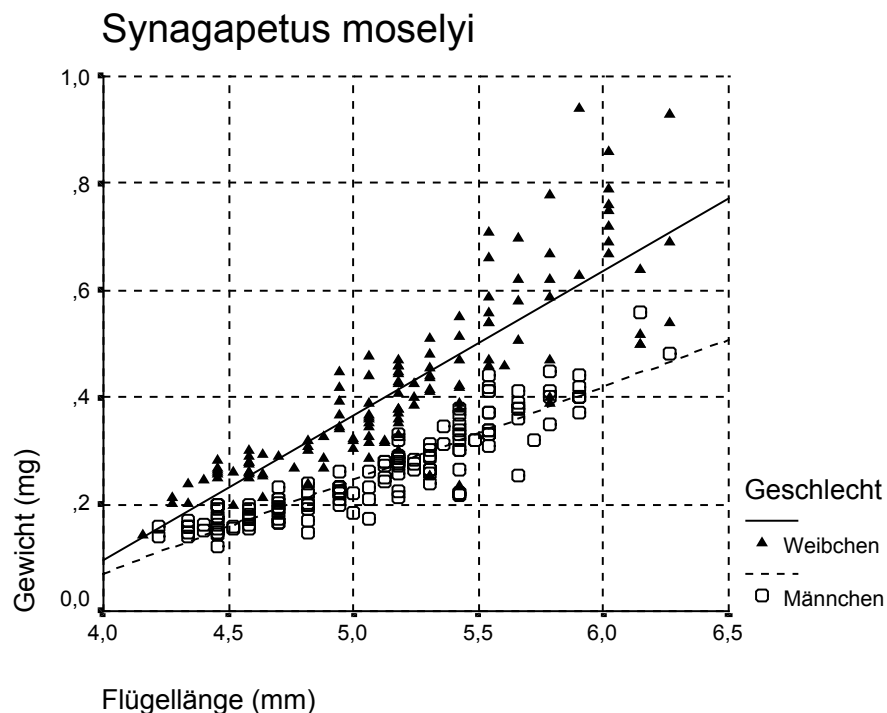


Abbildung 47: Zusammenhang von Trockengewicht und Flügelänge für *Synagapetus moselyi* in Abhängigkeit vom Geschlecht.

5.3.2.6 Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern

Vergleicht man die Flügelängen in Abhängigkeit vom Geschlecht miteinander (siehe hierzu Tabelle 41), so werden die Weibchen im Durchschnitt größer als die Männ-

chen. Die Unterschiede sind jedoch gering und nur für *Agapetus fuscipes* höchst signifikant sowie für *Synagapetus moselyi* signifikant.

Viel deutlicher sind die Unterschiede im Trockengewicht (Tabelle 42). Die Männchen von *Agapetus fuscipes* erreichen lediglich 77%, die von *Synagapetus iridipennis* 70% und die von *Synagapetus moselyi* gerade einmal 62% des Gewichtes der Weibchen. In allen drei Fällen sind die festgestellten Unterschiede höchst signifikant.

Tabelle 41: Flügellänge in Abhängigkeit vom Geschlecht.

(t-Test für unabhängige Stichproben; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>
Anzahl (N)	222	190	100	118	147	134
Mittelwert (M)	4,21	4,39	5,12	5,18	5,07	5,18
Standardabweichung(SD)	0,365	0,387	0,446	0,463	0,460	0,509
Freiheitsgrade (df)	410		216		279	
Prüfgröße t	-4,954		-1,024		-1,981	
Signifikanz (p)	< 0,001		0,307		0,049	
	(***)		(-)		(*)	

Tabelle 42: Gewicht in Abhängigkeit vom Geschlecht.

(t-Test für unabhängige Stichproben; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>
Anzahl (N)	216	191	110	126	142	135
Mittelwert (M)	0,243	0,317	0,308	0,440	0,258	0,415
Standardabweichung (SD)	0,089	0,128	0,095	0,138	0,089	0,162
Freiheitsgrade (df)	333,52		221,88		205,17	
Prüfgröße t	-6,738		-8,664		-9,884	
Signifikanz (p)	< 0,001		< 0,001		< 0,001	
	(***)		(***)		(***)	

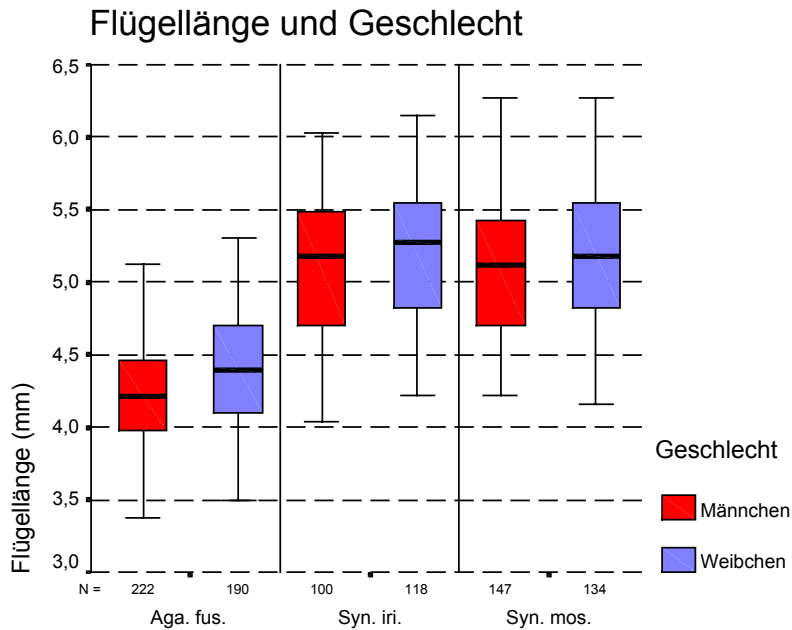


Abbildung 48: Vergleich der Flügelängen in Abhängigkeit vom Geschlecht der untersuchten Arten.

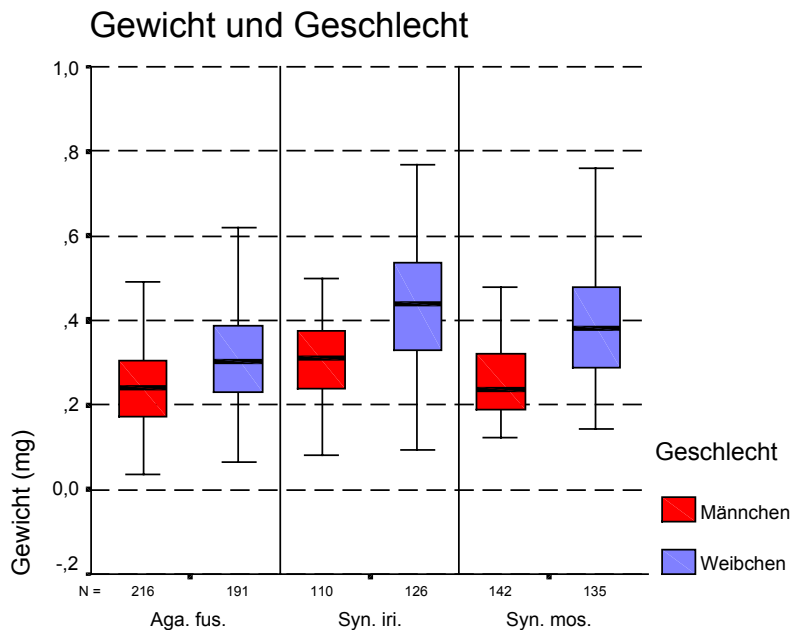
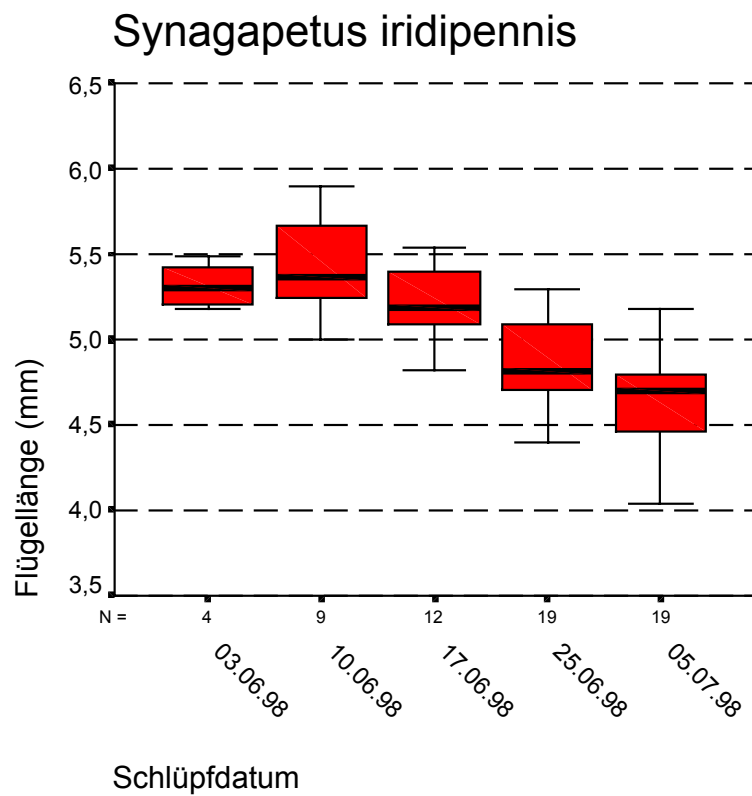
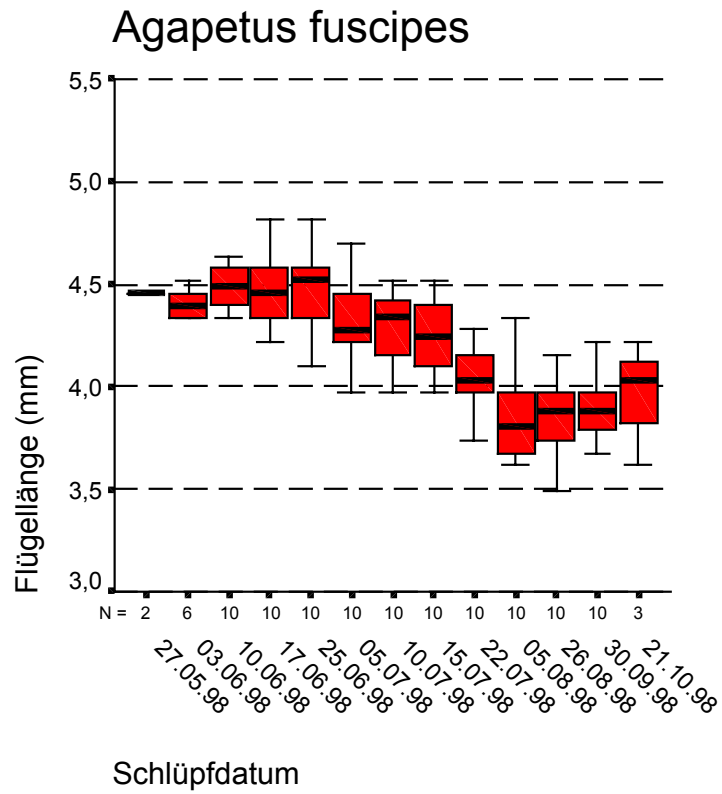


Abbildung 49: Vergleich des Gewichts in Abhängigkeit vom Geschlecht der untersuchten Arten.

5.3.2.7 Jahreszeitliche Variabilität der Körpergröße

Ein Vergleich der mittleren Flügelängen in Abhängigkeit vom Schlupfdatum (vgl. Abbildung 50) belegt, dass die geschlüpften Tiere im Jahresverlauf deutlich kleiner werden. Dies gilt für alle drei Arten. Die Abnahme ist in gleicher Weise für die Variable „Trockengewicht“ nachweisbar.



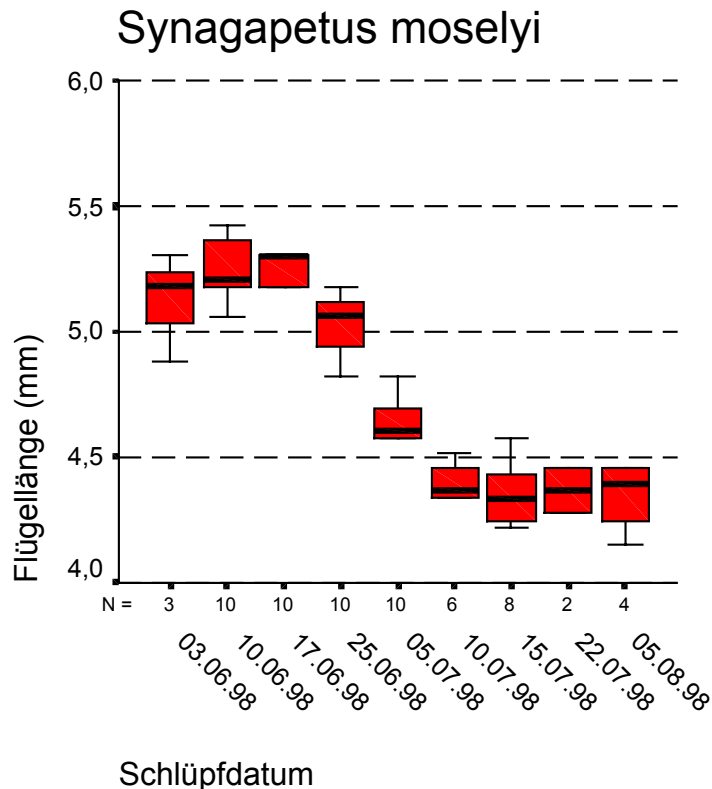


Abbildung 50: Jahreszeitliche Variabilität der Flügelänge der drei untersuchten Arten.

Dass es sich hierbei keinesfalls um die Besonderheit eines bestimmten Jahrganges handelt, belegen Auswertungen an einem weiteren Emergenzjahrgang für beide *Synagapetus*-Arten. Neben der Vermessung der Emergenz dieses Vergleichsjahrgangs werden auch Tiere, die bei der Paarung auf ufernahen Buchen bzw. während der Eiablage an der Gewässersohle gefangen werden, vermessen (vgl. hierzu Kapitel 3.4.1).

Im Folgenden soll der Versuch einer Altersbestimmung dieser Tiere aufgrund der festgestellten Unterschiede in der Körpergröße in Abhängigkeit vom Schlupfdatum unternommen werden. Hierzu werden zunächst die Flügelängen dieser Imagines mit denen des Emergenzjahrgangs verglichen. Bei der Flügelänge handelt es sich um ein Maß, welches sich während der Imaginalphase nicht verändert. Hingegen kann das Körpergewicht, insbesondere bei Weibchen durch Eiablagen stark variieren. Um möglichst exakte Werte für diesen Vergleich zu erhalten, werden die Flügelängen beider Geschlechter getrennt betrachtet.

Es sei jedoch bereits an dieser Stelle darauf verwiesen, dass für die Altersbestimmung nach der im Folgenden angewandten Methode bestimmte Annahmen erfüllt sein müssen. Diese sind:

1. Es findet während der Imaginalphase keine Selektion statt, die sich auf die mittlere Größe bzw. das mittlere Gewicht auswirkt.
2. Die Entwicklungsbedingungen sind für die Organismen unter den Eklektoren die gleichen wie für die der außerhalb aufwachsenden Tiere (vgl. hierzu auch Mühlenberg 1993, Marten & Zwick 1999).
3. Es fliegen keine Tiere anderer Größe aus entfernteren Gebieten zur Paarung oder Eiablage zu.

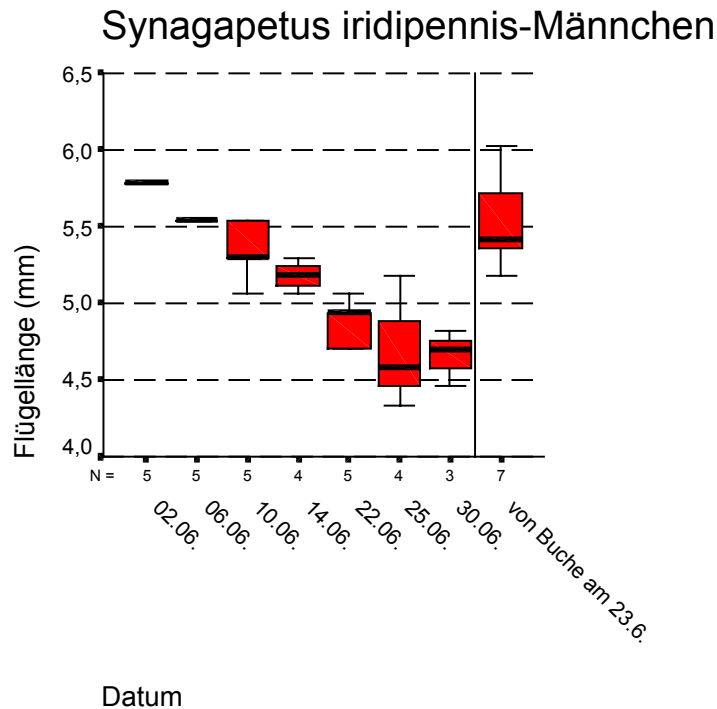


Abbildung 51: Vergleich der Flügellängen von *Synagapetus iridipennis*-Männchen. Mit Ausnahme des letzten Balkens sind die Tiere zum angegebenen Termin im Eklektor geschlüpft. Letztere werden von Buchenzweigen abgesammelt.

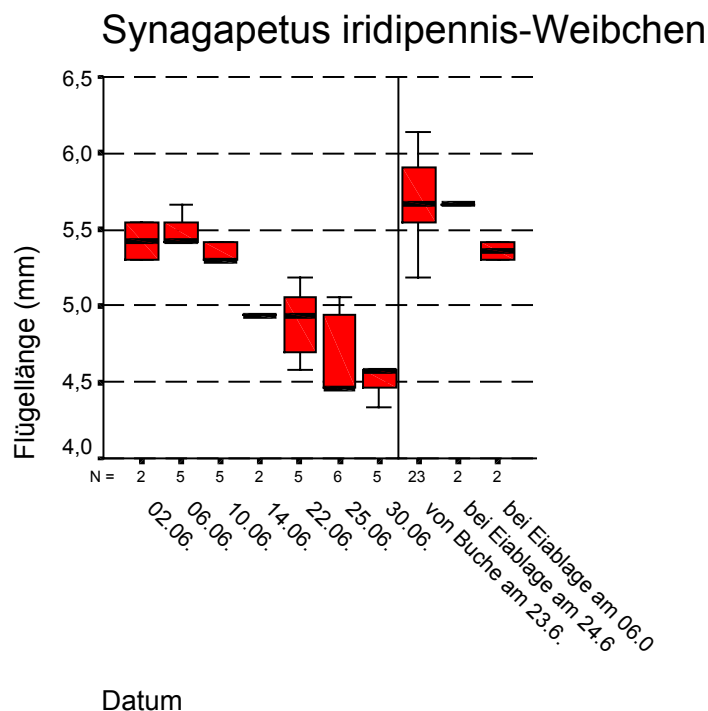


Abbildung 52: Vergleich der Flügellängen von *Synagapetus iridipennis*-Weibchen. Mit Ausnahme der drei letzten Balken sind die Tiere zum angegebenen Termin im Eklektor geschlüpft. Letztere werden von Buchenzweigen bzw. bei der Eiablage gesammelt.

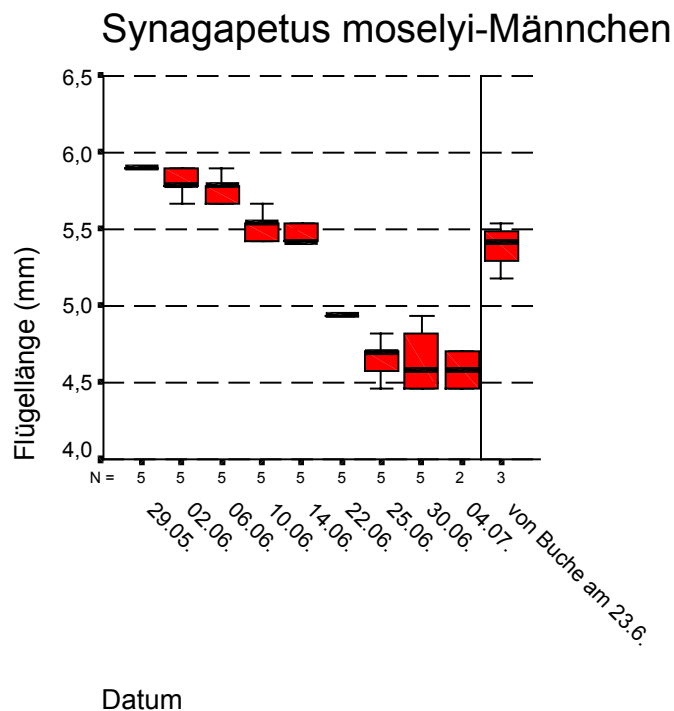


Abbildung 53: Vergleich der Flügellängen von *Synagapetus moselyi*-Männchen. Mit Ausnahme des letzten Balkens sind die Tiere zum angegebenen Termin im Eklektor geschlüpft. Letztere werden von Buchenzweigen abgesammelt.

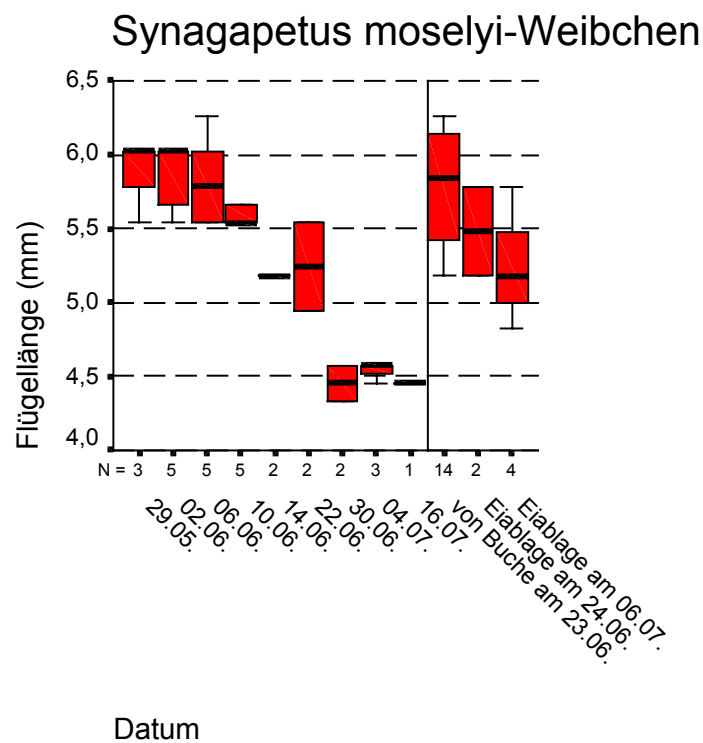


Abbildung 54: Vergleich der Flügellängen von *Synagapetus moselyi*-Weibchen. Mit Ausnahme der drei letzten Balken sind die Tiere zum angegebenen Termin im Eklektor geschlüpft. Letztere werden von Buchenzweigen bzw. bei der Eiablage gesammelt.

Auf Grundlage der Vermessungsergebnisse aus der Emergenz lässt sich eine einfache lineare Regressionsgerade ableiten:

$$\begin{array}{lcl} & \text{Flügelänge} & = b * \text{Schlüpfdatum} + a; \\ \text{bzw.} & \text{Gewicht} & = b * \text{Schlüpfdatum} + a; \end{array}$$

Tabelle 43 fasst die errechneten Regressionskoeffizienten b und Ordinatenabschnitte a sowie die Bestimmtheitsmaße zusammen. Auffallend ist das geringe Bestimmtheitsmaß für die *Synagapetus iridipennis*-Weibchen mit 0,464. Ansonsten werden Bestimmtheitsmaße zwischen 0,6 und 0,791 erreicht. Durch Auflösen der Gleichung nach dem Schlüpfdatum kann eine Altersbestimmung der sich auf Buchen paarenden Tiere als auch der eiablegenden Weibchen vorgenommen werden. Die Berechnungen werden sowohl für die Variable „Flügelänge“ als auch für die Variable „Trockengewicht“ durchgeführt. Die Bestimmtheitsmaße sind jedoch für die Variable „Trockengewicht“ durchweg niedriger.

Tabelle 43: Berechnung des Alters der sich paarenden (auf Buche sitzend) bzw. der eiablegenden Weibchen mittels Regressionsanalyse.

Einfache lineare Regression mit Gleichungen: Flügelänge = $b * \text{Schlüpfdatum} + a$;
Gewicht = $b * \text{Schlüpfdatum} + a$;

		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
Variable: „Flügelänge“		Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Regressionsberechnung					
Regressionskoeffizient b		-0,03793	-0,03266	-0,04033	-0,03723
Ordinatenabschnitt a		5,897	5,732	6,025	6,003
R-Quadrat (Bestimmtheitsmaß)		0,6	0,464	0,791	0,759
Prüfgröße F		54,019	29,378	174,528	94,334
Signifikanz (p)		< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Von Buchen am 23.06.:					
Anzahl (N)		7	23	3	14
Mittelwert		5,5422	5,6993	5,3815	5,8434
Errechnete Lebensdauer (Tage)		16	24	9	21
Eiablage am 24.06.:					
Anzahl (N)		-	4	-	5
Mittelwert		-	5,6928	-	5,3494
Errechnete Lebensdauer (Tage)		-	25	-	8
Eiablage am 06.07:					
Anzahl (N)		-	2	-	4
Mittelwert		-	5,3614	-	5,2410
Errechnete Lebensdauer (Tage)		-	27	-	18

Variable: „Trockengewicht“			<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
			Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Regressionsberechnung						
Regressionskoeffizient b			-0,007091	-0,01051	-0,007059	-0,0121
Ordinatenabschnitt a			0,466	0,677	0,444	0,749
R-Quadrat (Bestimmtheitsmaß)			0,589	0,381	0,668	0,657
Prüfgröße F			51,549	20,301	92,737	57,543
Signifikanz (p)			< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
Von Buchen am 23.06.:						
Anzahl (N)			7	23	3	14
Mittelwert			0,36143	0,50696	0,36	0,54071
Errechnete Lebensdauer (Tage)			10	9	13	8
Eiablage am 24.06.:						
Anzahl (N)			-	4	-	5
Mittelwert			-	0,5	-	0,372
Errechnete Lebensdauer (Tage)			-	9	-	5
Eiablage am 06.07:						
Anzahl (N)			-	2	-	4
Mittelwert			-	0,435	-	0,4025
Errechnete Lebensdauer (Tage)			-	15	-	9

Die nachfolgende Grafik fasst die Ergebnisse der Altersbestimmung mittels Regressionsgerade zusammen. Danach ist das durch Verwendung der Variablen „Flügel-länge“ errechnete Alter der Imagines fast in allen Fällen höher als das über die Variable „Trockengewicht“ errechnete.

Da sich jedoch die Flügel-länge - anders als das Körpergewicht - mit fortschreitendem Alter nicht verändert und zudem für diese Variable die höheren Bestimmtheitsmaße errechnet werden, ergibt sich bei der Interpretation der Ergebnisse für die Variable „Flügel-länge“ eine größere Zuverlässigkeit. Danach haben die von Buchen abge-sammelten Männchen ein mittleres Alter von 16 Tagen (*Synagapetus iridipennis*) bzw. 9 Tagen (*Synagapetus moselyi*). Die Weibchen scheinen zur Paarungszeit bereits älter zu sein. Ihr mittleres Alter liegt bei 24 Tagen (*Synagapetus iridipennis*) bzw. 21 Tagen (*Synagapetus moselyi*).

Die Eier ablegenden Weibchen haben danach ein mittleres Lebensalter zwischen 25 und 27 (*Synagapetus iridipennis*) bzw. 8 und 18 Tagen (*Synagapetus moselyi*). Da-nach findet die Eiablage bei *Synagapetus iridipennis* unmittelbar nach der Paarung statt. Für *Synagapetus moselyi* ist das Ergebnis nicht plausibel, bestätigt jedoch eine Dauer der Imaginalphase von mehr als 8 Tagen.

Errechnetes Lebensalter aufgrund biometrischer Befunde

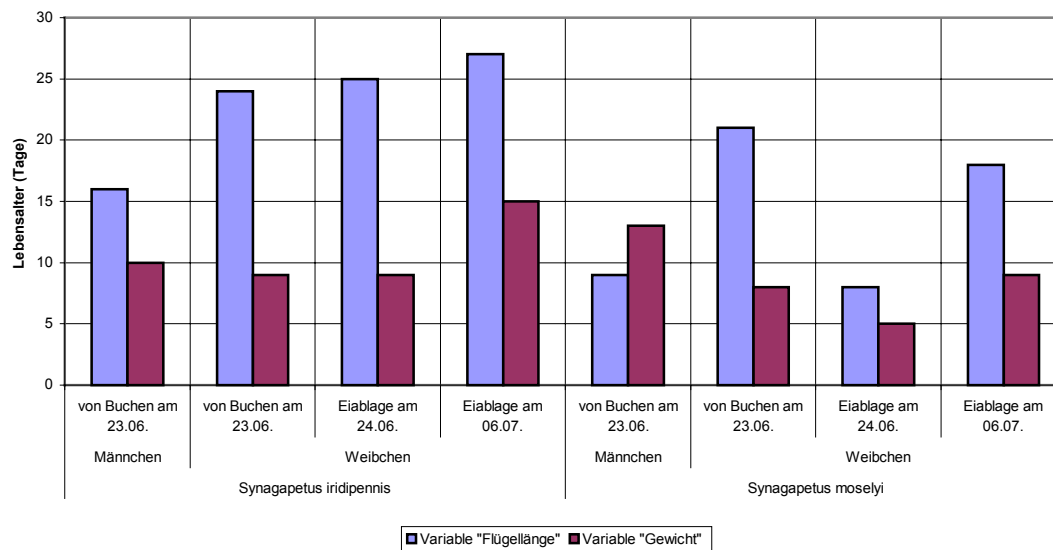


Abbildung 55: Errechnete mittlere Lebensalter der von Buchen bzw. der während der Eiablage gefangenen Tiere. Zur Berechnung werden Regressionsgeraden für die Variablen „Flügelänge“ und „Trockengewicht“ herangezogen.

In Tabelle 44 findet ein Vergleich zwischen den Körpergrößen von Tieren, die bei der Paarung von Buchen abgesammelt werden und denen, die bei der Eiablage gefangen werden, statt. Die geringen Unterschiede zwischen diesen beiden Gruppen können für *Synagapetus iridipennis* durch deutliche Verfehlung der Signifikanzgrenze bestätigt werden.

Für *Synagapetus moselyi* ist auch durch Verwendung der Variablen „Trockengewicht“ kein plausibleres Ergebnis zu erzielen. Bei Verwendung dieser Variablen sind die Unterschiede sogar noch größer. Bereits stattgefundene Eiablagen könnten zu den hohen Körpergewichtsverlusten bei diesen Tieren geführt haben und eine Altersbestimmung über die Variable „Trockengewicht“ unmöglich machen.

Tabelle 44: Vergleich der mittleren Flügelängen sowie der mittleren Trockengewichte zwischen den von Buchen abgesammelten Weibchen und den Eier ablegenden Weibchen.
(U-Test nach Mann und Whitney für unabhängige Stichproben; Daten nicht normalverteilt)

Variable: „Flügelänge“	Synagapetus iridipennis		Synagapetus moselyi	
	Von Buchen am 23.06.	Eier ablegend am 24.06.	Von Buchen am 23.06.	Eier ablegend am 24.06.
Anzahl (N)	23	4	14	5
Mittelwert (M)	5,6993	5,6928	5,8434	5,3494
Standardabweichung(SD)	0,2528	0,1516	0,3622	0,2640
Mittlerer Rang	13,93	14,38	11,82	4,9
Z-Wert	-0,104		-2,404	
Signifikanz (p)	0,917		0,014	
	(-)		(*)	

Variable: „Gewicht“	<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	Von Buchen am 23.06.	Eier ablegend am 24.06.	Von Buchen am 23.06.	Eier ablegend am 24.06.
Anzahl (N)	23	4	14	5
Mittelwert (M)	0,50696	0,5	0,54071	0,37200
Standardabweichung(SD)	0,098231	0,057155	0,14552	0,0249
Mittlerer Rang	13,96	14,25	12,32	3,5
Z-Wert	-0,689		-3,013	
Signifikanz (p)	0,974		0,001	
	(-)		(***)	

5.3.2.8 Habitatwahl bei der Eiablage

Die sommerlich durchgeführte Kartierung erlaubt eine exakte Erfassung der Eiablageorte an den Untersuchungsgewässern. Während eine Habitatwahl für die Larven durch deren geringe Mobilität nur eingeschränkt möglich ist, kommt dem Aufsuchen geeigneter Habitate durch die Imagines für die Eiablage eine besondere Bedeutung zu.

In Analogie zur Abschätzung der Bedeutung einzelner Parameter für die Besiedlung durch Larven und Puppen, soll auch für die Mikrohabitatwahl der Eiablage eine solche Abschätzung mit Hilfe von Korrelationskoeffizienten erfolgen.

Dabei werden Korrelationen zwischen der Anzahl abgelegter Gelege pro Kartierungsraster und der Ausprägung des untersuchten Parameters berechnet. Tabelle 45 fasst die Ergebnisse zusammen.

Tabelle 45: Abschätzung der Bedeutung der einzelnen Parameter für die Eiablage.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

		<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Totholz	r	-0,074	-0,101	0,105
	p	0,490	1,000	0,277
	N	90	115	108
Detritus	r	-0,110	-0,145	-0,139
	p	0,302	0,123	0,152
	N	90	115	108
Steine >10 cm	r	-0,067	0,072	-0,015
	p	0,529	0,445	0,879
	N	90	115	108
Steine 5-10 cm	r	0,155	0,334	0,378
	p	0,144	0,000	0,000
	N	90	115	108
Steine 1-5 cm	r	-0,062	0,511	0,304
	p	0,563	0,000	0,001
	N	90	115	108
Steine <1 cm	r	0,404	0,582	0,407
	p	0,000	0,000	0,000
	N	90	115	108

Schluff	r	0,060	-0,396	-0,085
	p	0,573	0,000	0,383
	N	90	115	108
grob pflanzl. Material	r	0,146	-0,289	-0,337
	p	0,169	0,002	0,000
	N	90	115	108
Steine (gesamt)	r	0,109	0,613	0,439
	p	0,307	0,000	0,000
	N	90	115	108
Sonstiges Substrat	r	-0,034	-0,617	-0,439
	p	0,749	0,000	0,000
	N	90	115	108
Uferentfernung	r	0,205	0,351	0,393
	p	0,106	0,005	0,001
	N	63	63	63
Wassertiefe	r	0,086	0,280	0,431
	p	0,435	0,002	0,000
	N	85	115	108
Strömung	r	0,082	0,789	0,695
	p	0,453	0,000	0,000
	N	85	115	108

Vergleicht man die Korrelationskoeffizienten zunächst zwischen den Arten, so fallen die besonders hohen Korrelationen bei *Synagapetus iridipennis* auf. Diese Art erreicht die höchste Korrelation zum Parameter „Strömung“ mit $r = 0,789$ bei einer mittleren Strömungsgeschwindigkeit von $0,09 \text{ m/s}$ (SD $0,056$) pro Gelege. Mittlere Korrelationen werden zum Parameter „Steine“ erreicht, wobei durchschnittlich ein Steinanteil von $90,46\%$ (SD $14,06$) die Eiablageorte kennzeichnet. Dabei spielen Steine kleiner 1 cm (Mittelwert $37,08\%$, SD $18,41$) eine etwas größere Rolle als Steine zwischen 1 und 5 cm (Mittelwert $23,75\%$, SD $12,97$). Entsprechend deutlich negativ sind die Korrelationen zur Fraktion „Sonstiges Substrat“ mit $-0,617$ (Mittelwert $8,79\%$, SD $8,79$).

Eine fast ebenso hohe Korrelation zum Parameter „Strömung“ erreicht *Synagapetus moselyi* mit $r=0,695$ (Mittelwert $0,083 \text{ m/s}$, SD $0,048$). Daneben zeigt sich auch bei dieser Art die deutliche Bevorzugung von steinigen Substraten schon bei der Eiablage (Mittelwert $93,65\%$, SD $10,25$). Dabei werden auch hier Steine einer Größe kleiner 1 cm (Mittelwert $48,05\%$, SD $17,25$) besonders frequentiert. In allen Fällen sind die Korrelationskoeffizienten jedoch niedriger als die für *Synagapetus iridipennis*.

Noch deutlich niedrigere Korrelationen erreicht *Agapetus fuscipes*. Für diese Art kann nur zur Fraktion „Steine kleiner 1 cm “ (Mittelwert $31,18\%$, SD $22,05$) eine signifikante Korrelation mit einem Korrelationskoeffizienten von $0,404$ festgestellt werden.

5.3.3 Beschreibung der Populationsdynamik

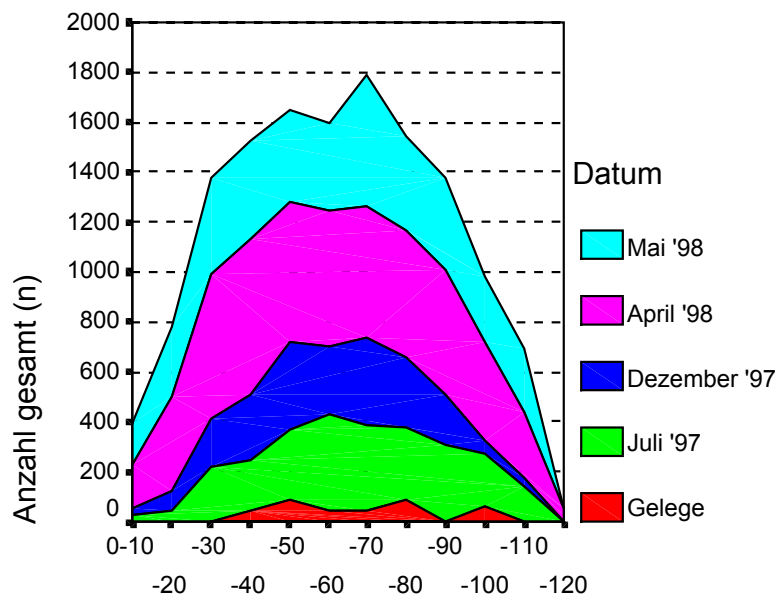
5.3.3.1 Jahreszeitliche Veränderungen der Individualverteilung im Querprofil

Abbildung 56 stellt die Individual- und Gelegeverteilung während des gesamten Untersuchungszeitraumes getrennt nach Art dar.

Die bevorzugten Aufenthaltsorte der Larven variieren bei allen drei Arten jahreszeitlich nur unwesentlich. So lässt sich etwa für *Agapetus fuscipes* und für *Synagapetus iridipennis* eine Zweigipfligkeit im bevorzugten Aufenthalt über alle Kartierungstermine hinweg verfolgen. Für *Agapetus fuscipes* gilt dies gar vom Gelegestadium an.

Auch für *Synagapetus moselyi* und *Synagapetus iridipennis* können keine nennenswerten Wechsel der Aufenthaltsorte während des Untersuchungszeitraums festgestellt werden.

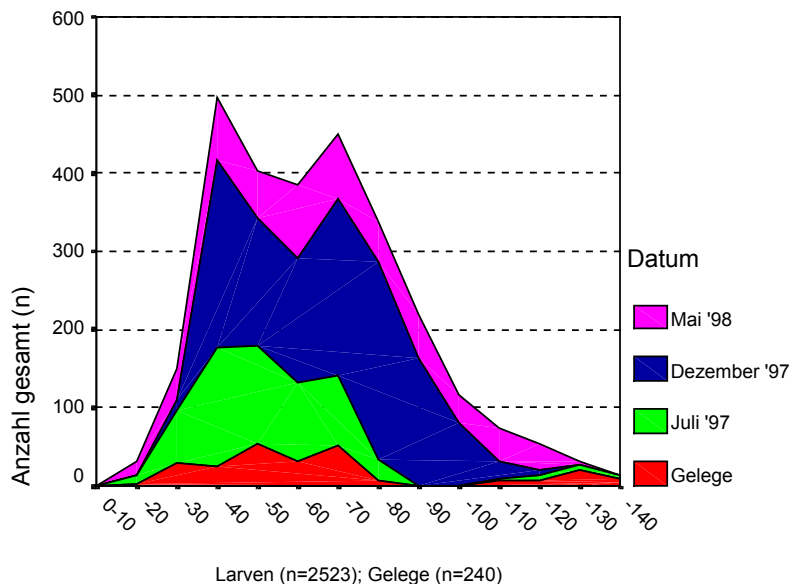
Verteilung von *Agapetus fuscipes*



Abstand vom Ufer (cm)

Larven (n=13400); Gelege (n=17)

Verteilung von *Synagapetus iridipennis*



Larven (n=2523); Gelege (n=240)

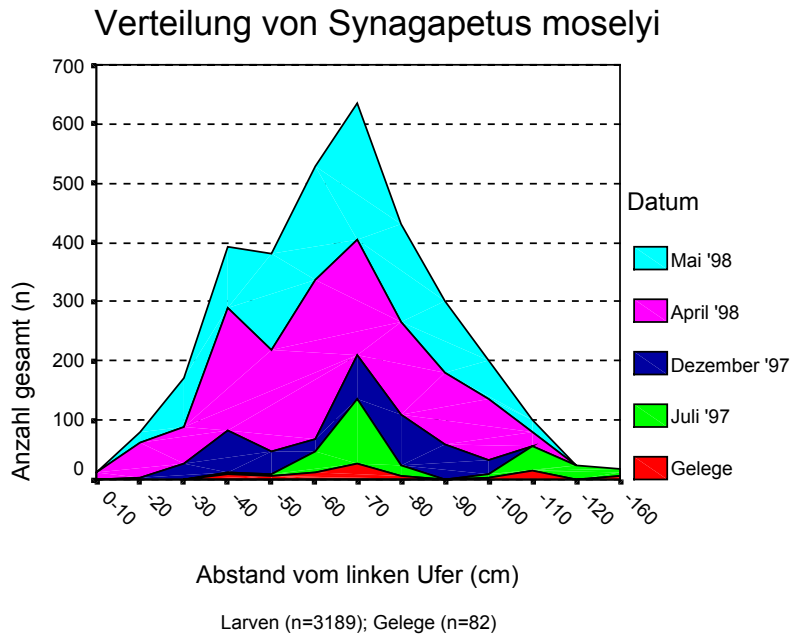


Abbildung 56: Verteilung der Larven und Gelege in den drei Untersuchungsgewässern in Abhängigkeit vom Kartierungstermin. Die Anzahlen an Larven und Gelegen der drei Querprofile pro Untersuchungsgewässer sind in der Darstellung zusammengefasst. Für die Gelege ist eine Zuordnung auf Artniveau nicht möglich.

5.3.3.2 Populationsentwicklung in den Untersuchungsgewässern

Im Folgenden sollen die Populationsentwicklungen in den drei Untersuchungsgewässern während des Untersuchungszeitraumes dargestellt werden. Tabelle 46 fasst die Ergebnisse zusammen.

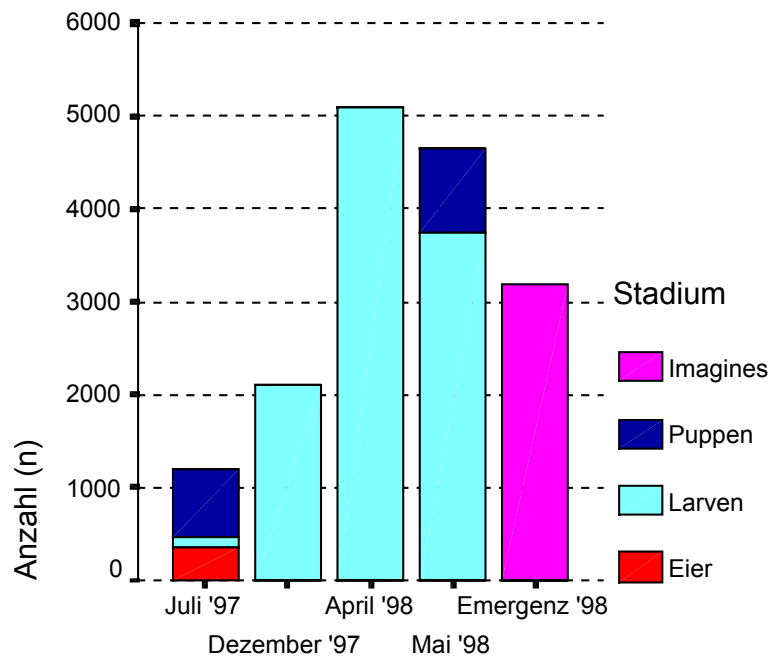
Um eine Vergleichbarkeit der unterschiedlichen Entwicklungsstadien herzustellen, wird die Anzahl der Gelege mit der mittleren Eizahl pro Gelege multipliziert (vgl. Kapitel 3.3.2).

Im Quellbach bei Rauischholzhausen erhöht sich der Anteil an Larven zwischen Dezember und April beträchtlich. So können im April insgesamt 5090 Larven und 11 Puppen in den drei Querprofilen nachgewiesen werden. Bis zum Mai reduziert sich die Anzahl auf 3732 Larven und 924 Puppen. Von diesen zusammen 4656 Tieren können in der Emergenz 3192 Imagines nachgewiesen werden, was einem Schlupferfolg von 68,6% entspricht. Die Auffindbarkeit der Gelege ist in hohem Maße abhängig vom Sohlsubstrat. Die meist groben und rundlichen basaltischen Substrate des Quellbachs bei Rauischholzhausen verdecken die feineren Substrate und damit auch die Gelege fast vollständig. Dies erklärt die geringen Anzahlen nachgewiesener Gelege in diesem Gewässer.

Im Albach steigt die Anzahl von Tieren in den drei Querprofilen sogar noch bis zum Mai an und erreicht dort in diesem Monat mit 1163 *Synagapetus*-Larven und 983 Puppen ein Maximum. Von diesen insgesamt 2146 Tieren schlüpften 1390 Imagines, was einem Schlupferfolg von 64,8% entspricht.

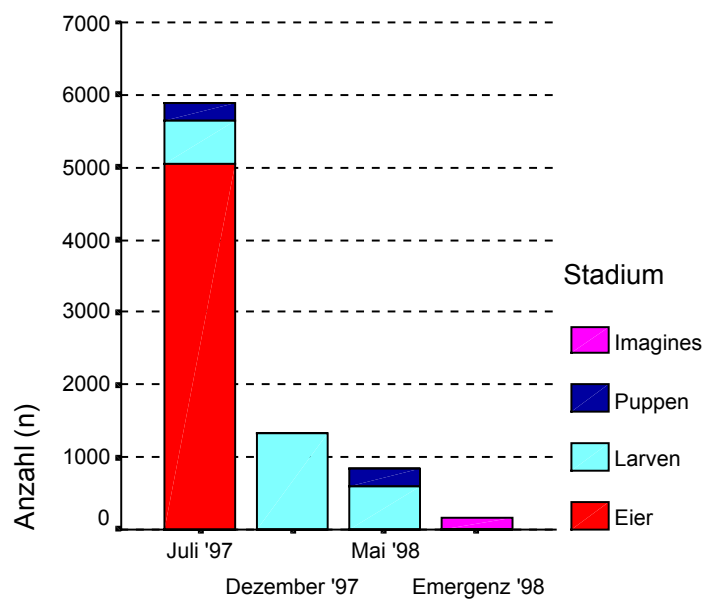
Ganz anders stellt sich die Situation im Grubenbach dar. Hier wird bereits im Dezember ein Larven-Maximum von 1331 Tieren erreicht. Diese Anzahl sinkt bis zum Mai auf 598 *Synagapetus*-Larven und 242 Puppen. Zum Schlupf kommen davon gerade einmal 168 Tiere, was einem Anteil von 20% entspricht.

Agapetus fuscipes

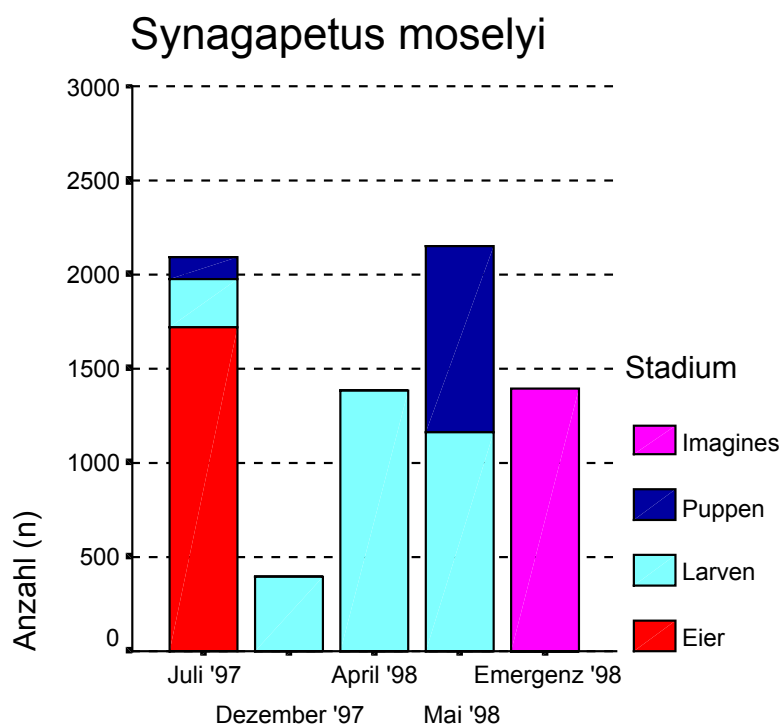


Eier (n=357); Larven (n=11028); Puppen (n=1677); Imagines (n=3192)

Synagapetus iridipennis



Eier (n=5040); Larven (n=2523); Puppen (n=490); Imagines (n=168)



Eier (n=1722); Larven (n=3189); Puppen (n=1099); Imagines (n=1390)

Abbildung 57: Jahreszeitliche Veränderung der Individuenzahlen in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium. Es werden ausschließlich die nachgewiesenen Individuen des Hauptuntersuchungsgewässers der jeweiligen Art berücksichtigt. Puppen und Gelege lassen sich nicht eindeutig einer Art zuordnen.

Tabelle 46: Populationsentwicklung an den Untersuchungsgewässern.
(Absolute Zahlen)

	Kartierungstermin				
	Juli	Dezember	April	Mai	Emergenz
Quellbach bei Rauischholzhausen					
Gelege / Anzahl der Eier	17 / 357				
Puppen	742		11	924	
Larven					
<i>Agapetus fuscipes</i>	97	2109	5090	3732	
Imagines					
<i>Agapetus fuscipes</i>					3192
Grubenbach					
Gelege / Anzahl der Eier	240 / 5040				
Puppen	248			242	
Larven					
<i>Agapetus fuscipes</i>	1	129		14	
<i>Synagapetus spec.</i>	594	1331		598	
Imagines					
<i>Agapetus fuscipes</i>					31
<i>Synagapetus iridipennis</i>					168
<i>Synagapetus moselyi</i>					3

Albach				
Gelege / Anzahl der Eier	82 /1722			
<u>Puppen</u>	116			983
<u>Larven</u>				
<i>Agapetus fuscipes</i>		569	322	115
<i>Synagapetus spec.</i>	254	394	1378	1163
<u>Imagines</u>				
<i>Agapetus fuscipes</i>				272
<i>Synagapetus iridipennis</i>				22
<i>Synagapetus moselyi</i>				1390

5.4 Zusammenfassung

Die Art *Synagapetus iridipennis* besiedelt deutlich bevorzugt die Gewässermitte. Zu den Ufern hin nimmt die Dichte dieser Art stark ab. Gleiches lässt sich, wenn auch mit niedrigerem Korrelationskoeffizienten, für *Synagapetus moselyi* feststellen. Hingegen kommt die Art *Agapetus fuscipes* deutlich gleichmäßiger verteilt vor (Kapitel 5.3.1.1).

Eng mit dem Parameter „Uferabstand“ korreliert der Parameter „Wassertiefe“. Deshalb lassen sich für diesen Parameter auch ähnliche Präferenzen der Arten erkennen. So besiedeln beide untersuchten *Synagapetus*-Arten auch im unmittelbaren Vergleich am selben Gewässer signifikant tiefere Stellen als *Agapetus fuscipes* (Kapitel 5.3.1.2). Auch für diesen Parameter ist für *Agapetus fuscipes* keine besondere Bevorzugung einer bestimmten Wassertiefe ableitbar.

Der unmittelbare Vergleich der Arten hinsichtlich des Parameters „Strömung“ erbringt lediglich für einen Kartierungstermin im Dezember signifikante Unterschiede zwischen den Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*. Die Betrachtung der Korrelationskoeffizienten, bei denen sämtliche Wertepaare Berücksichtigung finden, belegt jedoch eine hohe Bedeutung dieses Parameters für die Besiedlung durch *Synagapetus iridipennis* sowie, leicht abgeschwächt, für *Synagapetus moselyi*. Während bei *Synagapetus iridipennis* eine Zunahme der Dichte bei steigender Strömung festgestellt werden kann, nimmt die Dichte bei *Agapetus fuscipes* und bei *Synagapetus moselyi* ab (Kapitel 5.3.1.3).

Bei der Betrachtung besiedelter Substrattypen lassen sich für alle drei Arten positive Korrelationen für steinige Substrate, negative für sonstige Substrate feststellen. Vergleichsweise hohe Korrelationen erreichen auch hier wieder die beiden *Synagapetus*-Arten, wobei von *Synagapetus iridipennis* eher die Korngröße 1-5 cm, von *Synagapetus moselyi* hingegen die Korngröße kleiner 1 cm besiedelt wird (Kapitel 5.3.1.4).

Die Arten besiedeln bevorzugt die Steinoberseiten. Steinunterseiten werden praktisch nicht zum Aufenthalt genutzt, Steinseiten nur in geringem Maße (Kapitel 5.3.1.5). Bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten wird sowohl von *Agapetus fuscipes* als auch von *Synagapetus moselyi* die strömungsabgewandte Steinseite besiedelt, also der Strömungsschutz gesucht. Dieser Zusammenhang kann für *Synagapetus iridipennis* nicht bestätigt werden (Kapitel 5.3.1.6).

Die Verpuppung findet sowohl bei *Agapetus fuscipes* als auch bei *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zum Aufenthaltsort der Larven gleichmäßiger verteilt im Gewässer statt (Kapitel 5.3.1.1). *Synagapetus moselyi* zeigt hingegen eine hohe Korrelation zwischen Puppendichte und Uferentfernung (Kapitel 5.3.1.7).

Zur Verpuppung sucht *Synagapetus iridipennis* deutlich tiefere Stellen auf. Eine hohe Korrelation zur Wassertiefe ist auch hier für *Synagapetus moselyi* festzustellen, wobei sich diese Art wie auch *Agapetus fuscipes* nicht in größeren Wassertiefen verpuppt (Kapitel 5.3.1.2).

Bei allen drei Arten sind die Verpuppungsorte im Vergleich zum Larvenaufenthaltort durch niedrigere Strömungsgeschwindigkeiten charakterisiert (Kapitel 5.3.1.3).

Besonders hoch ist die Korrelation zwischen dem Steinanteil an den Verpuppungsorten und der Besiedlung durch *Synagapetus moselyi*, deutlich niedriger für die beiden anderen Arten. Während die Verpuppungsorte von *Synagapetus moselyi* sich durch einen hohen Anteil an Steinen kleiner 1 cm auszeichnen, ist die Kornfraktion 5-10 cm für *Synagapetus iridipennis* charakteristisch (Kapitel 5.3.1.4). Zur Verpuppung findet in der Regel ein Habitatwechsel weg von der Steinoberseite und hin zur Steinseite statt (Kapitel 5.3.1.5). Dabei kann für *Synagapetus moselyi* eine deutliche Bevorzugung der strömungsabgewandten, für *Agapetus fuscipes* der strömungszugewandten Seite festgestellt werden.

Die Anzahl schlüpfender Imagines ist zwischen den Gewässern sehr unterschiedlich. So schlüpften im Untersuchungsjahr im Quellbach bei Rauischholzhausen 2128, im Albach 1123 und im Grubenbach nur 134 Individuen pro Quadratmeter Bachfläche (Kapitel 5.3.2.1).

Auch die jahreszeitlichen Schlupfverläufe sind bei den Gewässern unterschiedlich. So kann für die Art *Agapetus fuscipes* belegt werden, dass die Schlupfphänologie weniger art- als vielmehr gewässerabhängig ist (Kapitel 5.3.2.3).

Sowohl bei *Agapetus fuscipes* als auch bei *Synagapetus moselyi* ist der Anteil an Männchen deutlich erhöht. Bei allen drei Arten schlüpfen jahreszeitlich betrachtet zunächst deutlich mehr Männchen. Im Laufe der Schlupfperiode erhöht sich langsam der Weibchenanteil (Kapitel 5.3.2.4).

Bei allen drei Arten sind die Weibchen deutlich schwerer als die Männchen, bei *Agapetus fuscipes* auch deutlich größer (Kapitel 5.3.2.6). Die jahreszeitlich früher schlüpfenden Tiere sind bei allen drei Arten deutlich größer als die später schlüpfenden (Kapitel 5.3.2.7). Durch die festgestellten jahreszeitlichen Größenunterschiede können Regressionsgeraden berechnet werden, mit deren Hilfe es möglich ist, ein theoretisches Lebensalter von Tieren im Freiland zu ermitteln, die entweder bei der Paarung oder bei der Eiablage gefangen werden. Das Alter dieser Tiere liegt zwischen 8 und 28 Tagen. Die Ergebnisse machen eine dichte Folge von Paarung und Eiablage wahrscheinlich.

Die Populationsentwicklung ist an den Untersuchungsgewässern unterschiedlich (Kapitel 5.3.3). So steigen die Individuenzahlen von *Synagapetus moselyi* im Albach noch zwischen April und Mai an. Im Grubenbach nehmen die Anzahlen hingegen bereits zwischen Dezember und Mai deutlich ab. Von den im Mai nachgewiesenen Larven und Puppen schlüpfen im Quellbach bei Rauischholzhausen 68,6%, im Albach 74,5%, im Grubenbach hingegen nur 23,7%.

In der Habitatwahl für die Eiablage (Kapitel 5.3.2.8) zeigt *Synagapetus iridipennis* die mit Abstand höchste Spezifität. Besonders hohe Korrelationen werden dabei zum Parameter „Strömung“ festgestellt, ebenfalls hohe zur Fraktion der Steine, wobei besonders die Fraktion von „Steinen kleiner 1 cm“ frequentiert wird. Die Korrelationen sind für *Synagapetus moselyi* ein wenig niedriger, belegen jedoch ähnliche Präferenzen der Art. *Agapetus fuscipes* erreicht nur zum Substrat „Steine kleiner 1cm“ geringe Korrelationen. Die Art scheint bei der Habitatwahl für die Eiablage am wenigsten selektiv vorzugehen.

Somit können die Arbeitshypothesen des zweiten Untersuchungsteils wie folgt beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 2: Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten.

Arbeitshypothesen		ja	nein
1.	Die Arten unterscheiden sich in ihren Aufenthaltsorten im Querprofil der Gewässer => Beide <i>Synagapetus</i> -Arten besiedeln eher die Gewässermitte; <i>Agapetus fuscipes</i> zeigt keine deutliche Präferenz.	x	
	Die Entwicklungsstadien „Larve“ und „Puppe“ unterscheiden sich in ihren Aufenthaltsorten im Querprofil => Sowohl die Puppen von <i>Agapetus fuscipes</i> als auch jene von <i>Synagapetus iridipennis</i> siedeln uneinheitlicher, <i>Synagapetus moselyi</i> nutzt zur Verpuppung hingegen stärker die Gewässermitte.	x	
2.	Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung bestimmter Wassertiefen => Beide <i>Synagapetus</i> -Arten siedeln tiefer als <i>Agapetus fuscipes</i> . Letztere zeigt eine uneinheitliche Tendenz.	x	
	Larven und Puppen unterscheiden sich in der Besiedlung bestimmter Wassertiefen => Gilt nur für <i>Synagapetus iridipennis</i> . Hier sind die Puppen tiefer anzutreffen.	x	x
3.	Die Arten zeigen unterschiedliche Präferenzen in der Besiedlung bestimmter Strömungsverhältnisse => Für beide <i>Synagapetus</i> -Arten können hohe Korrelationen zwischen Besiedlung und Strömungsgeschwindigkeit festgestellt werden, für <i>Agapetus fuscipes</i> jedoch nicht.	x	x
	Larven und Puppen zeigen unterschiedliche Präferenzen in der Besiedlung bestimmter Strömungsverhältnisse => Gilt für alle drei Arten, wobei die Larven in stärkerer Strömung anzutreffen sind.	x	
4.	Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung der Substrattypen => Deutliche Korrelationen sind für die <i>Synagapetus</i> -Arten zu steinigem Substrat vorhanden, geringe für <i>Agapetus fuscipes</i> . Dabei zeigt <i>Synagapetus moselyi</i> die höchste Korrelation zu „Steinen kleiner 1cm“ während beide anderen Arten den Substrattyp „Steine 1-5 cm“ bevorzugen.	x	
	Larven und Puppen besiedeln unterschiedliche Substrattypen => Gilt nur für <i>Synagapetus iridipennis</i> . Hier findet die Verpuppung an größeren Steinen statt.	x	x
5.	Die Arten unterscheiden sich in ihrem Aufenthaltsort an Steinen => Die Larven aller Arten besiedeln bevorzugt Steinoberseiten.		x
6.	Pro Gewässer bzw. Eklektor schlüpfen ähnlich viele Imagines		x

7.	Der jahreszeitliche Schlupfverlauf ist bei den untersuchten Arten gleich => Dies gilt für die Gewässer Grubenbach und Albach. Unterschiede bestehen dagegen zwischen der Population von <i>Agapetus fuscipes</i> im Quellbach bei Rauschholzhausen und denen der beiden anderen Gewässer	x	x
8.	Das Geschlechterverhältnis ist bei den untersuchten Arten ausgeglichen => Nur bei <i>Synagapetus iridipennis</i> ist das Geschlechterverhältnis ausgeglichen. Ansonsten ist ein deutlicher Überschuss an Männchen vorhanden	x	x
9.	Es ändert sich im Jahresverlauf nicht => Der Schlupfbeginn ist durch einen deutlichen Überschuss an Männchen geprägt. Erst im Jahresverlauf nimmt der Anteil an Weibchen zu		x
10.	Die Größe geschlüpfter Imagines ändert sich im Jahresverlauf nicht => Die geschlüpften Imagines werden im Jahresverlauf immer kleiner		x
11.	In den untersuchten Gewässern ist die Populationsentwicklung ähnlich => <i>Synagapetus iridipennis</i> im Grubenbach mit deutlich niedrigerem Entwicklungserfolg (vgl. Arbeitshypothese 6)		x
12.	Die Arten zeigen gleiche Präferenzen in der Mikrohabitatwahl bei der Eiablage => Gilt für die beiden <i>Synagapetus</i> -Arten. Hingegen spielt der Faktor „Strömung“ für <i>Agapetus fuscipes</i> offenbar keine Rolle	x	x

6 Teil III: Experimentelle Untersuchungen zur Charakterisierung der Autökologie der Arten

6.1 Einleitung

Im dritten Teil der Arbeit soll der Einfluss verschiedener Parameter auf die Populationsentwicklung experimentell überprüft werden. Dabei handelt es sich zum einen um Parameter, für die in den Teilen eins und zwei ein hoher Einfluss auf die Besiedlung belegt werden kann. Hier sind beispielsweise die Parameter „Strömungsgeschwindigkeit“ und „Austrocknung“ zu nennen. Zum anderen handelt es sich um Parameter, deren Einfluss mittels deskriptiver Verfahren nur schlecht oder gar nicht belegt werden kann. Beispiele hierfür sind die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung oder die Konkurrenz zwischen den Arten. Die nachfolgende Tabelle gibt einen Überblick über die untersuchten Parameter sowie die Lebensphasen, für welche die jeweiligen Einflüsse analysiert werden.

Tabelle 47: Übersicht über die untersuchten Parameter.

Parameter	Larvalphase	Puppenphase	Imaginalphase	Embryonalphase
Strömungsgeschwindigkeit	x			
Konkurrenz	x			
Wassertemperatur	x	x		
Nahrungsaufnahme			x	
Austrocknung		x		x

6.1.1 Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten

Die besondere Bedeutung des Parameters „Strömungsgeschwindigkeit“ für das Vorkommen und die Besiedlung kann durch die Ergebnisse der Teile eins und zwei belegt werden. Durch die Ergebnisse des ersten Teils lässt sich *Synagapetus iridipennis* als Art der schnell fließenden Abschnitte (mittlere Strömungsgeschwindigkeit 0,255 m/s), *Agapetus fuscipes* hingegen als Art der langsameren Bereiche (0,214 m/s) charakterisieren. *Synagapetus moselyi* nimmt dabei mit 0,217 eine Mittelstellung ein.

Ein unmittelbarer Vergleich zwischen den Arten im zweiten Teil der Untersuchung ergibt keine signifikanten Unterschiede. Bei Abschätzung der Bedeutung der untersuchten Parameter mittels Korrelationskoeffizienten werden für den Parameter „Strömung“ hingegen die höchsten Korrelationen festgestellt. Diese liegen für *Synagapetus iridipennis* bei 0,743, für *Synagapetus moselyi* bei 0,612 und für *Agapetus fuscipes* bei 0,397. Während die Besiedlungsdichte von *Synagapetus iridipennis* mit steigender Strömungsgeschwindigkeit stetig zunimmt, erreicht sowohl *Synagapetus moselyi* als auch *Agapetus fuscipes* im Strömungsbereich um 0,2 m/s ein Dichtemaximum. Für beide Arten kann festgestellt werden, dass bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten ein Strömungsschutz durch Aufsuchen der strömungsabgewandten Steinseite genutzt wird.

Bei allen drei Arten findet die Verpuppung in Bereichen mit signifikant geringerer Strömungsgeschwindigkeit statt.

Der Parameter Strömungsgeschwindigkeit korreliert gewöhnlich mit einer ganzen Anzahl weiterer Parameter. Bei einer kleinräumigen Betrachtung ist im besonderen die Substratzusammensetzung zu nennen. Da auch zu diesem Parameter hohe Korrelationen festgestellt werden können, sollte durch Standardisierung der Versuchsbedingungen im Gelände der Einfluss des Parameters Strömung auf die Besiedlungsdichte näher untersucht werden.

Für diesen Versuchsteil werden folgende Arbeitshypothesen formuliert:

Arbeitshypothesen zu Teil 3:

Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten.

Arbeitshypothesen

1. Die Arten zeigen eine deutliche Präferenz in der Besiedlung bestimmter Strömungsgeschwindigkeiten
 2. Die Arten unterscheiden sich in dieser Präferenz
-

6.1.2 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten

Bereits die Ergebnisse des ersten Teils der Untersuchung belegen eine große Ähnlichkeit der Habitatpräferenzen von *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*, wobei *Agapetus fuscipes* als die euryökere der beiden Arten charakterisiert werden kann. Weiterhin kann die relativ große Ähnlichkeit der Arten in ihren ökologischen Ansprüchen durch die Ergebnisse des zweiten Teils belegt werden. Auch in diesem Untersuchungsteil kann *Agapetus fuscipes* als die Art mit dem breiteren Toleranzbereich für verschiedene untersuchte Parameter beschrieben werden.

Für alle drei Hauptuntersuchungsgewässer liegen detaillierte Artenlisten für das Makrozoobenthos aus faunistischen Untersuchungen vor (Mittelstädt et al. 1991, Fischer et al. 1998 sowie Haase 1998 (siehe Anhang 1.15)). Unter den Weidegängern erreichen die zu untersuchenden Glossosomatidenarten die mit Abstand größte Dominanz. Sowohl die hohen Dominanzen als auch die festgestellte Nischenüberlappung machen eine Konkurrenz zwischen den Arten wahrscheinlich. Es stellt sich die Frage, welche der Arten unter standardisierten Laborbedingungen die konkurrenzstärkere ist. Dies soll für die beiden Arten mit der größten Nischenüberlappung, also für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*, beantwortet werden.

Die hohen Individuendichten, mit denen die Arten ihren Lebensraum besiedeln, macht darüber hinaus auch das Vorliegen eines intraspezifischen Konkurrenzverhältnisses wahrscheinlich. Werden die Abundanzen dichtereguliert? Welche Auswirkungen hat die Individuendichte auf die Fitness der Individuen?

Aus diesen Fragen lassen sich nachfolgende Arbeitshypothesen ableiten:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten.

Arbeitshypothesen

1. Die Arten unterscheiden sich unter Konkurrenzbedingungen in ihren Mortalitäts- bzw. Überlebensraten
 2. Die Art *Agapetus fuscipes* ist dabei die konkurrenzstärkere (Folgerung aus den Ergebnissen der Teile 1 und 2)
 3. Konkurrenzstärke bedingt neben der niedrigeren Mortalitätsrate auch ein höheres Wachstum
 4. Hohe Individuendichte bedingt eine hohe intraspezifische Konkurrenz. Diese äußert sich in einem geringeren Wachstum
-

6.1.3 Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

Der Einfluss der Wassertemperatur auf die Entwicklung der Organismen lässt sich auf deskriptivem Weg kaum untersuchen. Dies liegt nicht zuletzt daran, dass eine Vielzahl von Parametern hochgradig mit der Temperatur korrelieren. Zu nennen ist in diesem Zusammenhang beispielsweise die Löslichkeit von Gasen im Wasser.

Im ersten Teil der Untersuchung werden Zusammenhänge zwischen der Ausprägung verschiedener Parameter und dem Vorkommen bzw. der Besiedlungsdichte analysiert. Hier kann für unterschiedliche Parameter, wie etwa Sauerstoffgehalt, Schüttung, Gewässertiefe aber auch Art des Uferbewuchs oder Geologie ein Einfluss auf die Besiedlungsdichte festgestellt werden. Einige dieser Parameter korrelieren jedoch mehr oder minder stark mit dem Parameter „Wassertemperatur“.

An den drei Hauptuntersuchungsgewässern werden dauerhaft Messungen der Wassertemperatur durchgeführt (vgl. auch Abbildung 3 bis Abbildung 5). Es können dabei außerordentliche Unterschiede im Temperaturregime der Gewässer festgestellt werden. So ist für den Quellbach bei Rauischholzhausen eine ausgesprochene Temperaturkonstanz charakteristisch, während die Wassertemperatur der beiden anderen Gewässer starken tages- und jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt.

Bei der Untersuchung des Einflusses der Wassertemperatur auf die Entwicklung soll nicht nur der eigentliche Entwicklungserfolg bei unterschiedlichen Wassertemperaturen analysiert werden. Es ist vielmehr Ziel, die Auswirkung der Wassertemperatur auf die Entwicklungsdauer, mögliche Synchronisationseffekte bei der Entwicklung, die Fitness und das Geschlechterverhältnis zu untersuchen.

Um die Auswirkung der für zwei Untersuchungsgewässer beschriebenen tageszeitlichen Schwankungen prüfen zu können, werden neben mehreren konstanten Wassertemperaturen auch eine periodisch schwankende Wassertemperatur im Experiment berücksichtigt.

Folgende Arbeitshypothesen können für diesen Untersuchungsteil formuliert werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung.

Arbeitshypothesen

1. Der Entwicklungserfolg ist abhängig von der Wassertemperatur
2. Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich des Entwicklungserfolgs in ihrem Temperaturoptimum
3. Das Wachstum der Arten ist temperaturabhängig
4. Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich des Wachstums in ihrem Temperaturoptimum
5. Die Entwicklungsdauer wird von der Wassertemperatur gesteuert. Dies gilt sowohl für die Länge der Larvalphase als auch für die der Puppenphase
6. Bestimmte Wassertemperaturen können eine Synchronisation des Imaginalschlupfes bewirken
7. Temperaturschwankungen beeinflussen die Entwicklungsdauer
8. Die Wassertemperatur beeinflusst das Geschlechterverhältnis der Arten

6.1.4 Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines

Eine ausgedehnte Imaginalphase kann eine geeignete Strategie zum Überdauern pessimaler Bedingungen im Gewässer während der Sommermonate darstellen. Solche pessimalen Bedingungen können beispielsweise während Austrocknungsereig-

nissen auftreten. Dabei sind nicht nur die eigentliche Austrocknung, sondern auch deren Begleiterscheinungen und Folgen, wie die Erhöhung der Wassertemperatur mit der damit verbundenen Reduktion des Sauerstoffgehalts, das Zusedimentieren geeigneter Weideflächen und vieles mehr als pessimal zu bezeichnen. Besitzen Arten, die einen austrocknenden Lebensraum bewohnen oder zumindest diesen zu besiedeln in der Lage sind, eine verlängerte Imaginalphase zum Zwecke des Überdauerns solch pessimaler Bedingungen? Unterscheiden sich die Arten entsprechend ihrer unterschiedlichen Fähigkeit zur Besiedlung auch in der Dauer der Imaginalphase? Wird während der Imaginalphase Nahrung von den Imagines aufgenommen? Während der Untersuchung wird ein hoher Milbenbefall der Imagines aller drei Arten festgestellt. Durch einen zusätzlichen Auswertungsschritt kann der Einfluss des Befalls auf die Lebensdauer mit untersucht werden. Folgende Arbeitshypothesen können somit für diesen Teil der Untersuchung formuliert werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines.

Arbeitshypothesen

1. Die Arten unterscheiden sich in der Dauer der Imaginalphase
 2. Die Weibchen der Arten werden älter als die Männchen
 3. Durch Futtergabe (Honiglösung) kann die Dauer der Imaginalphase verlängert werden
 4. Milbenbefall verkürzt die Imaginalphase
-

6.1.5 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase

Wie in Teil eins der Untersuchung ausgeführt, stellt das permanent fließende Gewässer keinesfalls die Regel dar. Lediglich 35,8 % der Bäche können diesem Typ zugeordnet werden. Dabei ist eine deutliche Reduktion des Abflusses über mehrere Wochen hinweg die häufigste Form der Austrocknung, 17,9% der Gewässer trocknen sogar jährlich aus.

Von eintretenden Austrocknungsereignissen sind besonders die immobilen Entwicklungsstadien betroffen. Während die Larven und insbesondere die Imagines durch Ortswechsel prinzipiell in der Lage sind, wasserführende Abschnitte oder Stellen aufzusuchen, sind die Puppen oder die Gelege nach Festheftung bzw. Ablage dem Austrocknungsereignis unmittelbar ausgesetzt.

Die Larven besitzen keinerlei Schutz gegenüber Austrocknung. Möglichkeiten des Einspinnens in einen schützenden Kokon, wie dieses beispielsweise von Sommerhäuser et al. (1997) für die Phryganeidenart *Oligostomis reticulata* beschrieben wird, sind für die untersuchten Arten nicht bekannt. In Experimenten trocknen die Larven nach wenigen Minuten bis Stunden ohne Wasser trotz hoher Luftfeuchtigkeit aus und sterben. Auch die dargestellte Möglichkeit, durch Ortswechsel in tiefere noch wasserführende Bereiche des Gewässers zu gelangen, ist unter Berücksichtigung der geringen Mobilität von Glossosomatidenlarven begrenzt.

So stellt die Verpuppung eine mögliche Strategie dar, der Austrocknung im Larvenstadium zu entkommen. Voraussetzung hierfür ist eine Toleranz gegenüber Austrocknung während der Puppenphase. Eine solche Strategie kann aber nur dann erfolgreich sein, wenn der Austrocknungsschutz bereits bald nach der Festheftung vorhanden ist. Andererseits kann die Austrocknung durch Regenereignisse auch verzö-

gert eintreten, unterbrochen werden oder gar nicht stattfinden. Ein Schutz sollte somit während der gesamten Puppenphase vorhanden sein.

Falls während des Puppenstadiums ein solcher Schutz gegenüber Austrocknung vorhanden ist, stellen sich hinsichtlich der Erfolgsaussicht der Strategie weitere Fragen. Für eine baldige Eiablage in noch wasserführenden Gewässerabschnitten wäre eine kurze Puppenphase unter Annahme einer ebenfalls kurzen Imaginalphase Voraussetzung. Der Imaginalschlupf müsste in diesem Fall auch während des Trockenfallens des Gewässers vollzogen werden können.

In Teil eins der Untersuchung kann der Uferbewuchs als ein bedeutender Parameter für die Besiedlung durch die Arten identifiziert werden. Während die *Synagapetus*-Arten weitgehend an Wald gebunden sind, kann *Agapetus fuscipes* auch Wiesenbäche besiedeln. Die Ufervegetation beeinflusst zweifelsohne die Luftfeuchtigkeit. Wirkt sich die Luftfeuchtigkeit nun ihrerseits auf die Austrocknungstoleranz im Puppenstadium aus? Unterscheiden sich die Arten entsprechend ihrem Vorkommen in Abhängigkeit von der Vegetation in dieser Toleranz? Hat das Puppengehäuse neben dem immer wieder postulierten Schutz des immobilen Stadiums „Puppe“ vor Räubern auch die Funktion, vor Austrocknung zu schützen? Aus den gestellten Fragen lassen sich für diesen Untersuchungsteil folgende Arbeitshypothesen ableiten:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase.

Arbeitshypothesen

1. Die untersuchten Arten sind in der Lage, Austrocknung unterschiedlicher Dauer im Puppenstadium zu tolerieren
 2. Eine Zunahme der Austrocknungsdauer vermindert den Schlupferfolg
 3. Die Toleranz vor Austrocknung ist während des gesamten Verpuppungszeitraumes gegeben
 4. Der Schlupferfolg ist vom Austrocknungszeitpunkt abhängig
 5. Durch die Austrocknung findet eine Verkürzung der Dauer der Verpuppung statt
 6. Das Puppengehäuse beeinflusst den Schlupferfolg bei Austrocknung positiv
 7. Zum Imaginalschlupf ist kein Wasserkörper nötig
 8. Die untersuchten Arten unterscheiden sich in der Fähigkeit, niedrige Luftfeuchtigkeiten bei der Austrocknung zu tolerieren
-

6.1.6 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase

Die Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase wird bereits in früheren Untersuchungen analysiert (Fischer & Bohle 1996, Fischer et al. 1998). Vorliegende Untersuchung soll den bisherigen Kenntnisstand erweitern. Die bereits erzielten Ergebnisse sollen durch Verwendung größerer Gruppenstärken und durch die exaktere Artzuordnung der für das Experiment verwendeten Gelege näher präzisiert und verifiziert werden.

Neben der eigentlichen Austrocknungstoleranz sollen auch in diesem Teil der Untersuchung die durch die Austrocknung bedingten Auswirkungen näher analysiert werden. Dabei kann es sich beispielsweise um mögliche Änderungen in der Entwicklungsdauer oder aber um eintretende Synchronisations- bzw. Desynchronisationseffekte handeln.

Eine rasche Verpuppung und kurze Imaginalphase kann zu einer frühen Eiablage im Gewässer führen. Somit wären gegebenenfalls noch wasserführende Abschnitte des Gewässers zur Eiablage vorhanden. Der Erfolg einer solchen Strategie setzt jedoch eine ausgeprägte Austrocknungstoleranz der Gelege voraus. Die Larven dürften in diesem Fall erst schlüpfen, wenn wieder eine stetige Wasserführung vorhanden wäre.

Wie bei der Untersuchung der Austrocknungstoleranz während des Puppenstadiums, soll auch in diesem Untersuchungsteil der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit während der Austrocknung getestet werden.

Es lassen sich somit nachfolgende Arbeitshypothesen für den Untersuchungsteil formulieren:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase.

Arbeitshypothesen

1. Die untersuchten Arten sind in der Lage, Austrocknung unterschiedlicher Dauer während der Embryonalphase zu tolerieren
 2. Eine Zunahme der Austrocknungsdauer vermindert den Schlupferfolg
 3. Durch die Austrocknung findet eine Verlängerung der Embryonalentwicklung statt
 4. Durch die Austrocknung findet eine Desynchronisation des Larvalschlupfes statt
 5. Die untersuchten Arten unterscheiden sich in der Fähigkeit, niedrige Luftfeuchtigkeiten während der Austrocknung zu tolerieren
-

6.2 Material und Methoden

6.2.1 Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten

Um den Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit auf die Besiedlung zu untersuchen, werden in allen drei Hauptuntersuchungsgewässern jeweils 60 Tonkacheln ausgebracht. Bei den Tonkacheln handelt es sich um unglasierte Fliesen, wie sie bei der Verlegung von Fußböden Verwendung finden. Die Eignung dieses Kunstsubstrattyps als Aufwuchsträger für Expositionsexperimente ist belegt (Becker 1997, Becker et al. 1997, Becker & Menzler 1998, Becker & Holfeld 2001). Jede Tonkachel hat eine Größe von 9,8 mal 6,6 cm.

Das Ausbringen der Tonkacheln in die Gewässer findet an den in Teil zwei beschriebenen Untersuchungsstellen in 10 Transekten statt. Der Abstand zwischen den Transekten beträgt jeweils die gemessene Gewässerbreite. Innerhalb eines Transektes werden die Tonkacheln gleichmäßig verteilt. Hierdurch kann sichergestellt werden, dass das gesamte Strömungsspektrum im Gewässer in charakteristischer Weise bei der Untersuchung berücksichtigt wird. Die Kacheln werden auf die Oberfläche der Gewässersohle gelegt. Exponierte Substrate vor den Kacheln, die zu einer Beeinflussung der Strömungsverhältnisse hätten führen können, werden entfernt. Auf genügend Kontakt zwischen natürlichem Substrat und Kachel - Bedingung für eine erfolgreiche Besiedlung - wird geachtet.

Die Expositionszeit der Kacheln in den Untersuchungsgewässern beträgt drei Monate. Die Besiedlungsdichten auf den Kacheln werden während dieses Zeitraums regelmäßig stichprobenartig kontrolliert. Im dritten Monat der Expositionszeit ändern

sich die Dichten nur noch unwesentlich und ungerichtet. Danach finden monatliche Kontrollen statt. Hierbei werden die Individuen pro Kachel in Abhängigkeit von der Art gezählt sowie die Strömungsgeschwindigkeit mittels Flügelmessung (MiniAir 20; Fa. Schiltknecht Messtechnik AG; Gossau / Schweiz; Mittelwerte aus 6-sekündigem Messintervall) oberflächennah bestimmt. Im Anschluss an jede Kontrolle werden die Larven von den Platten entfernt, sodass eine neuerliche Besiedlung bis zur nächsten Kontrolle stattfinden kann.

Aufgrund verschiedener äußerer Einflüsse wie Hochwasser, Austrocknung oder auch Verschlammung einzelner Kacheln, schwankt die Anzahl der in der Auswertung berücksichtigten Kacheln zwischen 180 für den Quellbach bei Rauischholzhausen, 86 für den Albach und 63 für den Grubenbach.

6.2.2 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten

Die für das Experiment verwendeten Larven werden Mitte Februar aus den drei Hauptuntersuchungsgewässern entnommen. Dazu wird eine große Anzahl von Tieren in Weißschalen überführt und auf Größengleichheit hin aussortiert. Durch stichprobenartige Vermessung von Kopfkapselbreite und Länge können die *Synagapetus*-Larven dem dritten Larvenstadium (Otter 1989, siehe Anhang 1.17) zugeordnet werden. Für die Larven von *Agapetus fuscipes* erfolgt eine Zuordnung zum gleichen Stadium unter Verwendung der Größenangaben von Nielsen (1942).

Die Hälterung der Tiere findet in einer Kaskadenanlage statt, die sich in einer Klimakammer befindet. Die Hälterungstemperatur beträgt 12 °C, was dem Temperaturoptimum beider untersuchter Arten entspricht (vgl. hierzu auch Kapitel 6.3.3). Durch Verdunstung bedingte Wasserverluste werden mit destilliertem Wasser ausgeglichen. Von den insgesamt 11 in Reihe geschalteten Gefäßen werden das oberste (Einlauf in die Kaskade) und das unterste (Auslauf) nicht zur Hälterung verwendet. Somit kann von vergleichbaren Strömungsverhältnissen in den besetzten Hälterungsgefäßen ausgegangen werden. Jedes der Hälterungsgefäße hat eine Größe von 20 x 20 cm. Als Grundsubstrat werden ebenso große Tonkacheln eingelegt, die zwei Monate lang in einem Untersuchungsgewässer zwecks Ansiedlung von Aufwuchs exponiert waren. Es findet kein Austausch der Tonkacheln während der Versuchsdauer statt. Um einen Gehäusebau zu ermöglichen, wird in jedes Hälterungsgefäß eine geringe Menge feinkiesiges und sandiges Material eingebracht. Die Beleuchtung der Hälterungsgefäße erfolgt über 4 Leuchtstoffröhren (20 Watt) von je 1 m Länge.

Der Besatz der Hälterungsgefäße findet entsprechend nachfolgendem Versuchsdesign statt:

Tabelle 48: Versuchsdesign: Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten.

Art der Konkurrenz	Art	Versuchsbedingung: Anzahl der Individuen (n)		
Intraspezifisch	<i>Agapetus fuscipes</i>	50	100	500
Intraspezifisch	<i>Synagapetus moselyi</i>	50	100	500
Interspezifisch	<i>Agapetus fuscipes</i> / <i>Synagapetus moselyi</i>	25:25	50:50	250:250

Die Kontrolle der Hälterungsgefäße findet monatlich statt, wobei sowohl die Anzahl der noch lebenden Larven in Abhängigkeit von der Art als auch die Anzahl der bereits festgehefteten Puppen notiert werden.

Nach der dritten Kontrolle wird jedes Hälterungsgefäß mit einem kleinen Schlüpfzelt abgedeckt. Die Zelte werden in der Zeit zwischen Mitte Mai bis Mitte September in kurzen und regelmäßigen Abständen auf Schlupf hin überprüft. Die geschlüpften Imagines werden in 70-prozentigen Alkohol überführt und bis zur Vermessung darin gelagert.

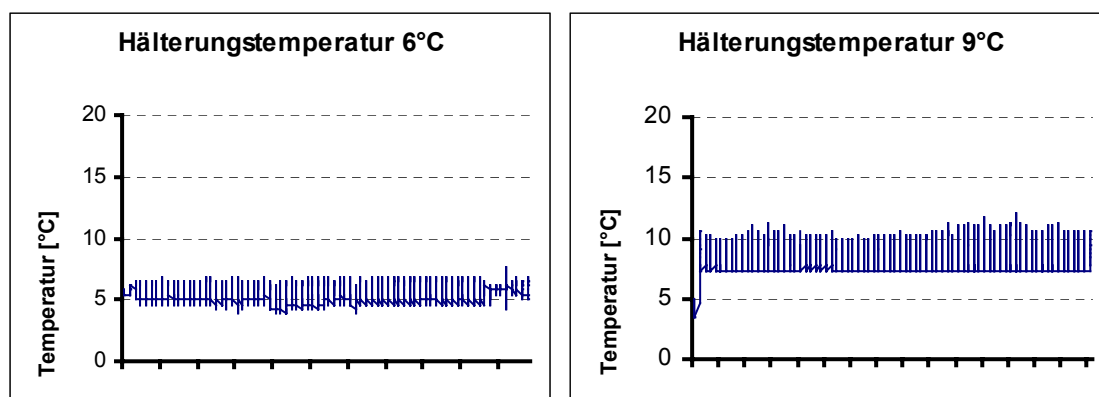
6.2.3 Biometrische Untersuchungen an den Imagines

Die biometrischen Untersuchungen an den Imagines werden gemäß Darstellung in Kapitel 5.2.6 durchgeführt. Für die biometrischen Untersuchungen werden ausschließlich Imagines herangezogen, die zum Kontrolltermin lebend in den Emergenz-zelten vorgefunden werden.

6.2.4 Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

Die für das Experiment verwendeten Larven werden in Analogie zum Versuch zur Konkurrenzfähigkeit aus den drei Hauptuntersuchungsgewässern entnommen. Auch für diesen Versuchsteil werden ausschließlich Organismen mit erkennbar gleicher Gehäusegröße ausgewählt.

Die Hälterung der Organismen erfolgt in insgesamt 5 Kaskadenanlagen. Sämtliche Kaskadenanlagen befinden sich in einer Klimaanlage mit eingestellter Temperatur von 9°C. Beleuchtet werden die Anlagen mit insgesamt zehn 1 m langen Leuchtstoffröhren (20 Watt). Durch Kühlung mittels eines Spiralkühlers bzw. Aufheizen mit Heißstäben findet unter Verwendung von Temperaturreglern die Einstellung der Wassertemperaturen statt. Die Temperaturen werden kontinuierlich mit Dataloggern¹² überprüft. Abbildung 58 veranschaulicht die Temperaturbedingungen in den Kaskadenanlagen.



¹² Tinykalk II Gemini Dataloggers RS 196-7437

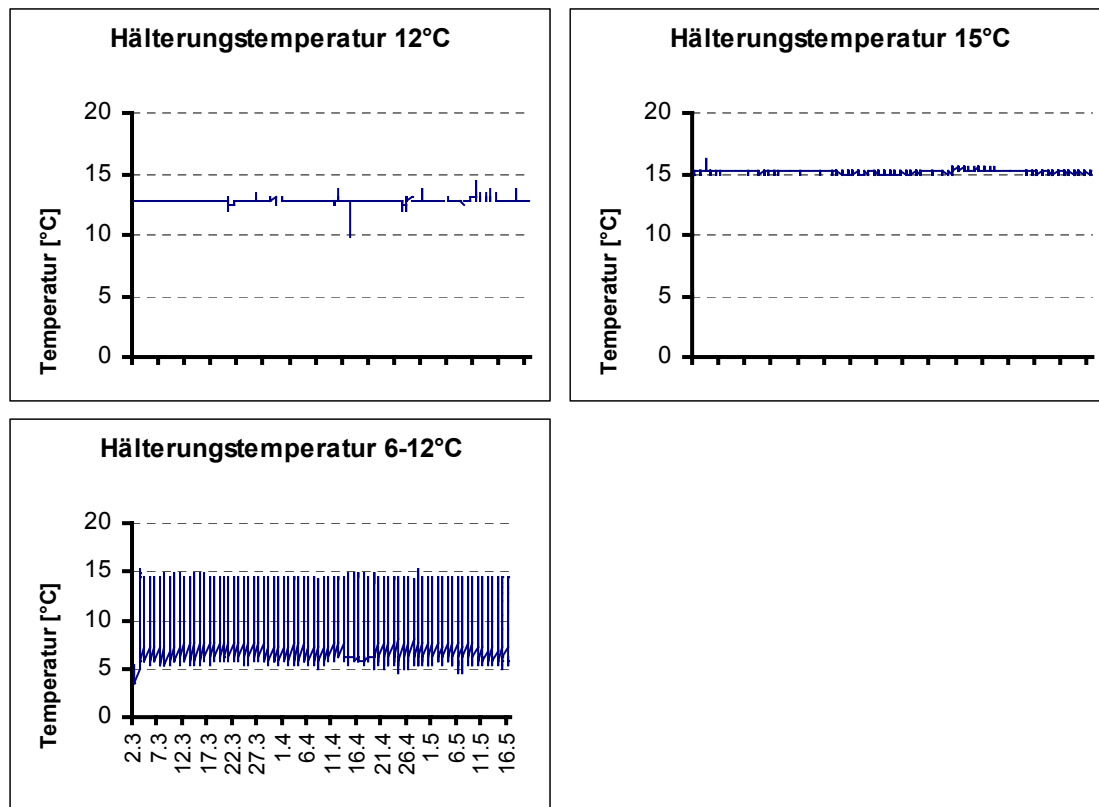


Abbildung 58: Dargestellt ist der Temperaturverlauf für die 5 Hälterungsbedingungen während der Versuchsdauer.

Jede Kaskadenanlage besteht aus 4 hintereinander geschalteten Hälterungsgefäßen. Das oberste Gefäß mit Wassereinlauf wird dabei nicht für die Hälterung verwendet. In den anderen Gefäßen herrschen jeweils vergleichbare Strömungsverhältnisse vor. Die Organismen werden nach Art getrennt in den drei verbleibenden Gefäßen gehältert. Als Sohlsubstrat werden Steine des Gewässergrundes verwendet. Um jeweils genügend Nahrung zur Verfügung zu stellen, werden die Steine umschichtig gegen neue ersetzt. Für die Verpuppung und den Gehäusebau wird zudem feines Substrat in geringer Menge geboten. Jedes Hälterungsgefäß wird entsprechend dem nachfolgend dargestellten Versuchsdesign mit Organismen besetzt:

Tabelle 49: Versuchsdesign: Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung.

Art	6°C	6/12°C	9°C	12°C	15°C
<i>Agapetus fuscipes</i> (n)	50	50	50	50	50
<i>Synagapetus moselyi</i> (n)	50	50	50	50	50
<i>Synagapetus iridipennis</i> (n)	50	50	50	50	50

Der Besatz der Hälterungsgefäße findet Mitte April statt. Kontrollen der Hälterungsgefäße werden wöchentlich durchgeführt. Um den Imaginalschlupf vollständig zu erfassen, werden die Hälterungsgefäße in Analogie zum Versuch zur Konkurrenzfähigkeit mit kleinen Schlüpfzelten abgedeckt. Zwischen Mitte Mai bis Mitte September werden die Zelte regelmäßig und in kurzen Zeitabständen auf Schlupf hin kontrolliert. Die biometrischen Untersuchungen an den Imagines erfolgen gemäß Ausführungen in Kapitel 5.2.6.

6.2.5 Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines

Die für diesen Versuch benötigten Imagines werden mit Hilfe eines Schlupfzelttes an den Hauptuntersuchungsgewässern gesammelt. Hierzu wird ein 1 x 2 Meter großes Gazezelt zur Hauptschlupfzeit über das Gewässer gestellt und dessen Seiten nach unten mit steinigem Sohlsubstrat abgedichtet. Nach jeweils 24 Stunden werden die frisch geschlüpften Imagines aus dem Zelt entnommen. Um mögliche Beeinträchtigungen der Tiere zu vermeiden, werden sie noch an Ort und Stelle in 500 ml große Hälterungsboxen aus Polyethylen überführt. Der Boden der Boxen wird mit feuchtem, mehrschichtigem Zellstoff bedeckt. Ohne Anfeuchtung trocknen die Tiere bereits nach wenigen Stunden Hälterungsdauer aus.

Die Hälterung der 60 Tiere pro Art erfolgt im Labor bei 15°C und 12:12-stündigem Helldunkel-Wechsel. Je 30 Tiere werden täglich mit einer Honigwasserlösung gefüttert, die mit Hilfe eines kleinen Zerstäubers auf die innere Boxenwand gesprüht wird. Es findet eine tägliche Kontrolle auf Mortalität statt. Alle gestorbenen Tier werden auf Milbenbefall hin untersucht.

Die nicht exakt gleichen Gruppenstärken sind durch Verluste während der Kontrollen zu erklären.

6.2.6 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase

Um die Austrocknungstoleranz während der Puppenphase zu testen, werden Anfang Juni jeweils 500 Larven pro Art an den drei Hauptuntersuchungsgewässern gesammelt und ins Labor gebracht. Dabei werden nur die jeweils größten, also unmittelbar vor der Verpuppung befindlichen Larven berücksichtigt. Die Hälterung der Tiere findet in Gruppen von je 50 bei 10°C Luft- und Wassertemperatur in einer Klimakammer in 20 x 20 cm großen Hälterungsschalen statt. Die Schalen werden mit Druckluft belüftet. Wasserverluste werden ausgeglichen, Wasserwechsel regelmäßig durchgeführt. Als Grundsubstrat werden Steine aus den Hauptuntersuchungsgewässern mit einer Kantenlänge von 1-5 cm dargeboten. Für den Gehäusebau wird ein geringer Anteil an feinen Substraten zugesetzt.

Nach einer Woche Hälterungsdauer werden die Steine nach festgehefteten Tieren hin kontrolliert und Gruppen von je 50 festgehefteten Organismen pro Hälterungsgefäß zusammengestellt. Folgende Hälterungsbedingungen werden im Experiment berücksichtigt:

Tabelle 50: Versuchsdesign:

Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase.

Versuchsbedingung					
Austrocknung	nein	ja	ja	ja	ja
Austrocknungsbeginn	-	nach Festheftung	nach Festheftung	nach 2 Wochen	nach 2 Wochen
Austrocknungsdauer	-	2 Tage	2 Wochen	2 Tage	2 Wochen
Art					
<i>Agapetus fuscipes</i> (n)	50	50	50	50	50
<i>Synagapetus moselyi</i> (n)	50	50	50	50	50
<i>Synagapetus iridipennis</i> (n)	50	50	50	50	50

Die Hälterung der Puppen erfolgt unter denselben Bedingungen wie jene der Larven. Alle Hälterungsgefäße werden fest verschlossen und regelmäßig auf Schlupf hin überprüft.

Die Simulation der Austrocknung erfolgt durch Entnahme der Substrate mit den daran befindlichen Puppengehäusen. Mit saugfähigem Fließpapier werden die Steine gründlich abgetupft, sodass an keiner Stelle der Steine ein reflektierender Wasserfilm mehr erkennbar ist. Die Steine mit den daran befindlichen Puppen werden in Austrocknungskammern mit 100% Luftfeuchtigkeit für die Dauer der Austrocknung überführt. Die Austrocknungskammern bestehen aus zwei Räumen, die durch eine Gaze-schicht getrennt sind. Im unteren wird Wasser zur Einstellung der 100prozentigen Luftfeuchte eingefüllt. Im oberen Raum werden die Steine mit den daran haftenden Puppen auf der Gaze exponiert. Nach Abschluss der Austrocknungsphase werden die Steine wieder in die ursprünglichen Hälterungsgefäße mit Wasser überführt.

Die weiteren Fragestellungen dieses Teils der Untersuchung werden in begleitenden Experimenten beantwortet:

Um die Bedeutung des Puppengehäuses auf den Schlupferfolg zu untersuchen, werden pro Art 40 Puppengehäuse nach zweiwöchiger Hälterung von den Puppen abpräpariert und die Puppen in deren Kokons weiter gehältert (vgl. hierzu auch Kapitel 3.3.4). Die Hälfte der Puppen wird - entsprechend den Darstellungen zur Hauptuntersuchung - einer einwöchigen Austrocknung unterzogen, die andere Hälfte sofort wieder in Wasser überführt.

Die Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg wird ebenfalls durch ein Zusatzexperiment untersucht. Hierzu wird eine weitere Gruppe von 50 Tieren pro Art gebildet, die unmittelbar nach der Festheftung einer Austrocknungsphase unterworfen, jedoch nicht wie die Vergleichsgruppe nach zwei Wochen wieder in Wasser überführt wird. Die Puppen verbleiben vielmehr in der Austrocknungskammer, die stets auf erfolgten Schlupf hin überprüft wird.

In einem dritten Zusatzexperiment wird der Einfluss der Luftfeuchtigkeit während der Austrocknung auf den Schlupferfolg geprüft. Das Einstellen der relativen Luftfeuchte in den Austrocknungskammern erfolgt über Zusatz von CaCl_2 im Wasserkörper unterhalb des Hälterungsraumes. Eine Beschreibung der Methode findet sich in Dippel, (1994). Es werden die Luftfeuchten 40, 60, 80 sowie 100% mit Gruppen von je 20 Tieren pro Bedingung und Art getestet. Die Austrocknungsdauer beträgt jeweils eine Woche. Die Austrocknung findet unmittelbar nach der Festheftung statt.

6.2.7 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase

Die für das Experiment verwendeten Gelege werden Mitte August in den drei Hauptuntersuchungsgewässern gesammelt. Die Hälterung erfolgt in einer Klimakammer bei 15°C Temperatur und einem zwölfstündigen Helldunkelwechsel.

Die Austrocknung geschieht in den unter 6.2.6 beschriebenen Austrocknungskammern. Unterschiedliche Luftfechtigkeiten werden analog der Beschreibung in Kapitel 6.2.6 eingestellt.

Nach Beendigung der Austrocknungsphase wird jedes Gelege wie bereits vorher die nicht trockenengefallenen Kontrollgelege separiert. Hierzu wird es in ein 5 ml großes Glasgefäß überführt, in welchem ein Wasserstand von etwa 5 mm eingestellt wird. Anlässlich der regelmäßig stattfindenden Schlupfkontrollen wird das Wasser ausgetauscht und werden die geschlüpften Larven aus den Gläschen entnommen.

Folgende Bedingungen werden im Experiment geprüft:

**Tabelle 51: Versuchsdesign:
Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase.**

<i>Versuchsbedingung</i>					
<i>Austrocknung</i>	nein	ja	ja	ja	ja
rel. Luftfeuchtigkeit	-	100%	100%	100%	70%
Austrocknungsdauer	-	21 Tage	42 Tage	84 Tage	21 Tage
<i>Art</i>	<i>Anzahl gehälterter Gelege</i>				
<i>Agapetus fuscipes</i>	20	20	20	20	20
<i>Synagapetus moselyi</i>	20	20	20	20	20
<i>Synagapetus iridipennis</i>	20	20	20	20	20

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten

Die nachfolgende Abbildung 59 bis Abbildung 61 sowie Tabelle 52 fassen die Ergebnisse zur Strömungspräferenz für die untersuchten Arten zusammen. Dabei wird im oberen Teil der Grafik zunächst die prozentuale Verteilung der Kacheln auf die unterschiedlichen Strömungsbereiche unabhängig von der Besiedlung widergegeben. Es handelt sich somit um eine Darstellung des Strömungsangebotes. Die gemessenen Strömungsgeschwindigkeiten werden in der Darstellung durch Rundung in Strömungsbereiche überführt. In der darunter befindlichen Grafik wird dem Angebot die tatsächliche Besiedlung gegenüber gestellt. Dazu wird die mittlere Besiedlung der Kacheln pro Strömungsbereich dargestellt.

Betrachtet man zunächst die Verteilung der Kacheln für den Quellbach bei Rauischholzhausen, so kann festgestellt werden, dass die meisten Bereiche des Gewässers durch Strömungsgeschwindigkeiten um 0,2 m/s geprägt sind. Die Verteilung der Platten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit gleicht der einer Normalverteilung. Ganz anders verhält es sich mit der Besiedlung der Platten durch die Art. *Agapetus fuscipes* besiedelt die Platten von 0,1 bis 0,4 m/s in fast gleicher Dichte. Ein deutliches Dichtemaximum ist für diese Art kaum auszumachen. Die höchste mittlere Dichte ist im Strömungsbereich um 0,1 m/s mit fast 6 Individuen pro Kachel vorhanden (Standardisiertes Residuum 4,3). Auch Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 m/s werden von der Art noch in Dichten von bis zu 4 Tieren pro Kachel besiedelt. Lediglich Strömungsgeschwindigkeiten von über 0,45 m/s scheinen von der Art kaum mehr besiedelbar zu sein (Standardisiertes Residuum -3,5). Hier hält sich nur ein einziges Tier pro Kachel auf.

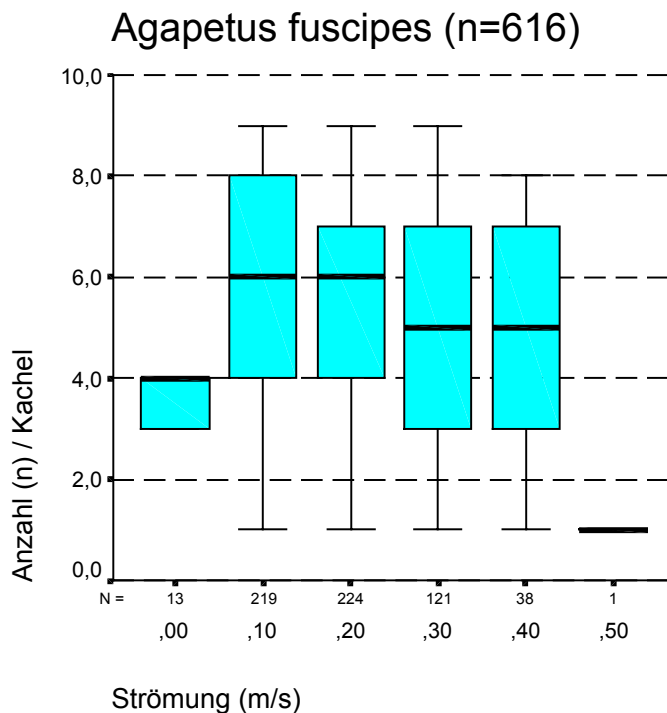
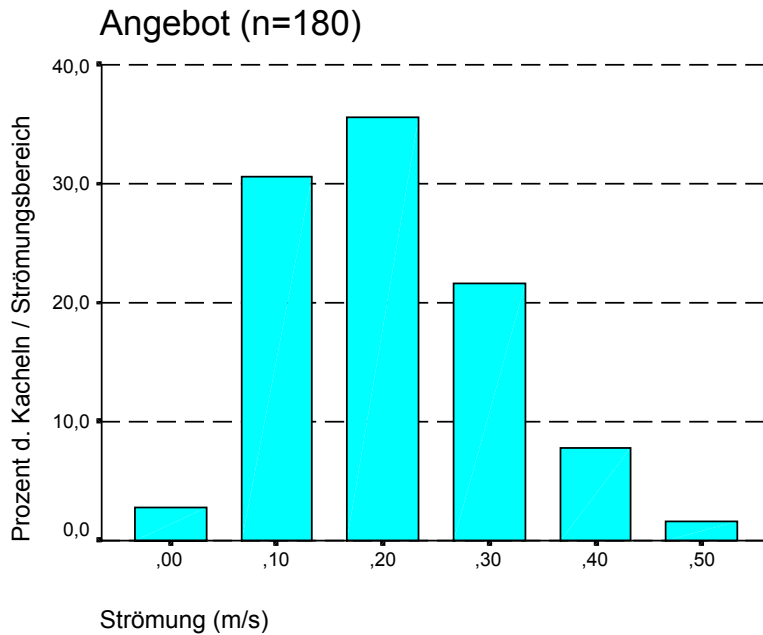


Abbildung 59: Dargestellt ist sowohl die Verteilung der Tonkacheln auf die Strömungsbereiche im Quellbach bei Rauischholzhausen (oben, prozentuale Anteile) als auch deren Besiedlung durch Larven der Art *Agapetus fuscipes* (unten).

Auch im Grubenbach zeichnen sich die meisten Bereiche durch Strömungsverhältnisse um 0,2 m/s aus. Im Gegensatz zum Quellbach bei Rauischholzhausen sind hier jedoch bedeutende Bereiche durch Strömungsgeschwindigkeiten bis zu 0,5 m/s gekennzeichnet. Sehr niedrige Strömungsgeschwindigkeiten werden nur durch wenige Kacheln repräsentiert.

Deutliche Unterschiede lassen sich in der Besiedlung der Kacheln erkennen. Die Art *Synagapetus iridipennis* zeigt im Gegensatz zu *Agapetus fuscipes* ein deutliches Dichtemaximum bei 0,2 m/s. Geringe Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 m/s werden von dieser Art fast überhaupt nicht besiedelt, was sich in den negativen

standardisierten Residuen für diese Strömungsbereiche niederschlägt. Hingegen können Strömungsgeschwindigkeiten bis 0,55 m/s von der Art in relativ hohen Dichten besiedelt werden (standardisiertes Residuum 2,7).

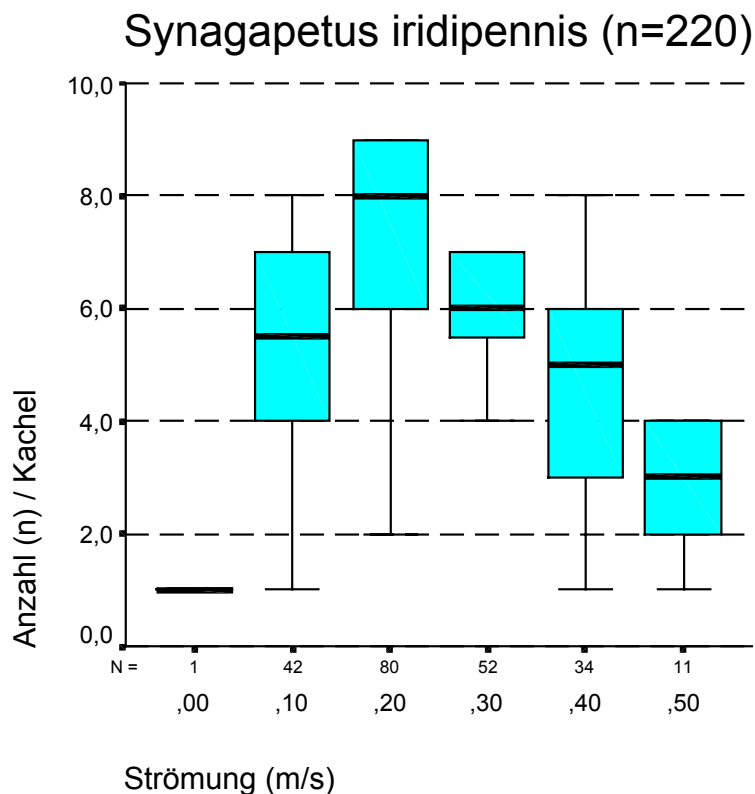
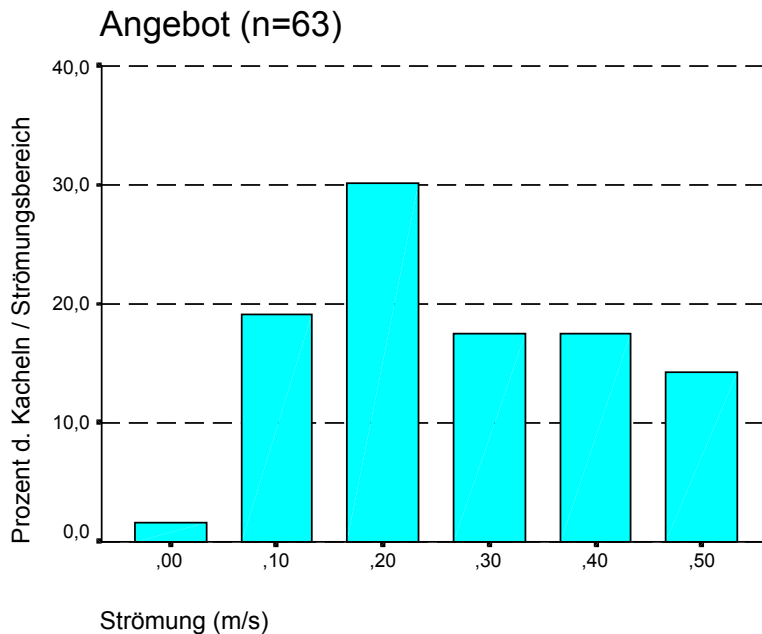


Abbildung 60: Dargestellt ist sowohl die Verteilung der Tonkacheln auf die Strömungsbereiche im Grubenbach (oben, prozentuale Anteile) als auch deren Besiedlung durch Larven der Art *Synagapetus iridipennis* (unten).

Auch im Albach zeichnen sich die meisten ausgelegten Kacheln durch eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 0,2 m/s aus. Es werden sämtliche Strömungsbereiche von 0 bis 0,7 m/s durch Kacheln abgedeckt. Die Besiedlung der Kacheln durch

Synagapetus moselyi ähnelt am ehesten der von *Agapetus fuscipes*. Sämtliche Strömungsbereiche zwischen 0 und 0,55 m/s werden von der Art in ausgesprochen hohen Dichten besiedelt. Lediglich bei noch höheren Strömungsgeschwindigkeiten nimmt die Besiedlungsdichte deutlich ab. Ein schwach ausgeprägtes Dichtemaximum ist hier bei 0,4 m/s festzustellen. Die gleichmäßige Besiedlung drückt sich in den hohen standardisierten Residuen für niedrige und hohe Strömungsbereiche aus (vgl. Tabelle 52).

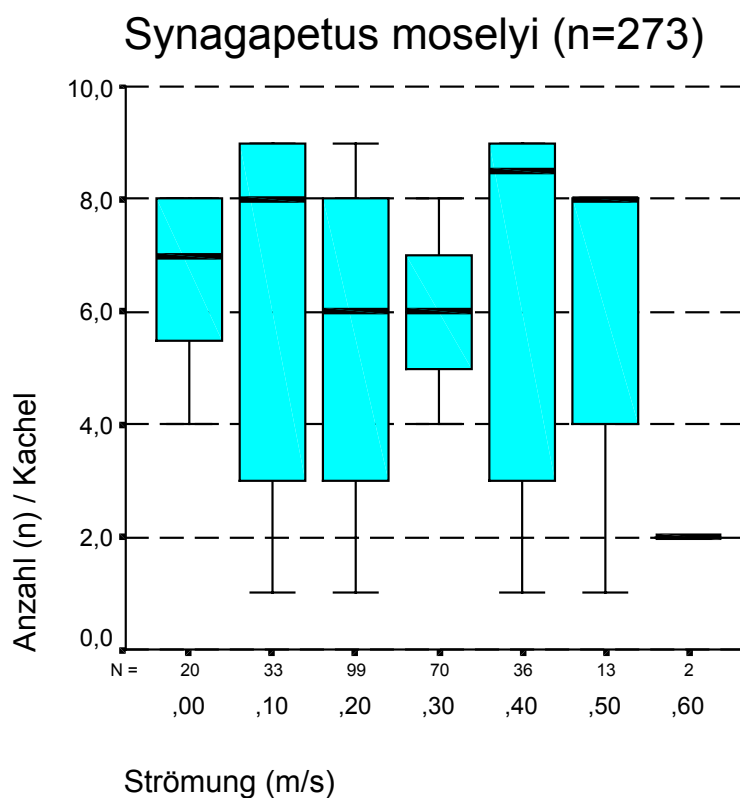
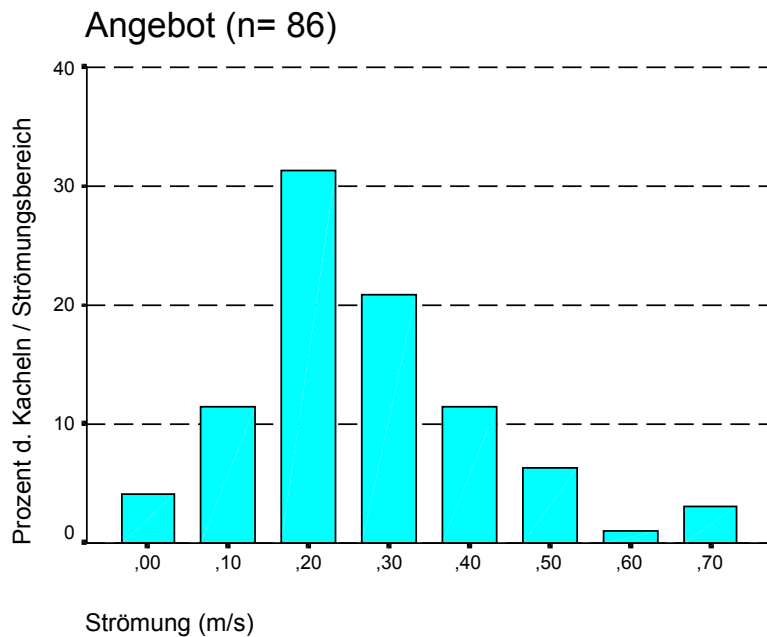


Abbildung 61: Dargestellt ist sowohl die Verteilung der Tonkacheln auf die Strömungsbereiche im Albach (oben, prozentuale Anteile) als auch deren Besiedlung durch Larven der Art *Synagapetus moselyi* (unten).

Tabelle 52: Besiedlung der Tonkacheln durch die Larven in Abhängigkeit von der Strömung.
(Standardisierte Residuen)

Strömungsbereich (m/s)	bis 0,05	bis 0,15	bis 0,25	bis 0,35	bis 0,45	bis 0,55	bis 0,65
<i>Agapetus fuscipes</i>							
Individuenzahl (n)	13	219	224	121	38	1	0
Erwartete Anzahl (n)	18,3	163,9	223,8	135,0	60,0	13,9	1,1
Standardisiertes Residuum	-1,0	4,3	0	-1,2	-2,8	-3,5	-1,1
<i>Synagapetus iridipennis</i>							
Individuenzahl (n)	0	43	80	52	34	11	0
Erwartete Anzahl (n)	6,5	58,5	79,9	48,2	21,4	5,0	0,4
Standardisiertes Residuum	-2,6	-2,0	0	0,5	2,7	2,7	-0,6
<i>Synagapetus moselyi</i>							
Individuenzahl (n)	20	33	99	70	36	13	2
Erwartete Anzahl (n)	8,1	72,6	99,2	59,8	26,6	6,2	0,5
Standardisiertes Residuum	4,2	-4,6	0	1,3	1,8	2,8	2,1

Bemerkenswert ist das Ergebnis eines Vergleichs der Larvendichten für die drei Untersuchungsgewässer. In allen drei Gewässern liegen die mittleren beobachteten Dichten im jeweiligen Strömungsoptimum der Arten bei 5 bis 7 Tieren pro Kachel. In keinem der Gewässer wird eine maximale Dichte von 9 Individuen pro Kachel überschritten. Hier scheint also eine durch die Kachelgröße bedingte Kapazitätsbegrenzung vorzuliegen. Für einen Quadratmeter Kachelfläche ergibt sich somit eine maximale Besiedlungsdichte von 1391 Larven. Im Mittel schlüpfen im Quellbach bei Rauischholzhausen 2128, im Albach 533 und im Grubenbach 135 Imagines pro Quadratmeter Bachfläche (vgl. Tabelle 46). Von einer Eignung des verwendeten Kunstsubstrattyps für die Expositionsexperimente kann somit ausgegangen werden. Die Ergebnisse einer Berechnung der Korrelationskoeffizienten nach Spearman und Kendall zwischen Strömungsgeschwindigkeit und Besiedlung durch die Arten fasst Tabelle 53 zusammen. Die Korrelationskoeffizienten sind für alle drei Arten sehr gering. Für die Art *Agapetus fuscipes* ($r=-0,12$, $p=0,003$) sowie für *Synagapetus iridipennis* ($r=-0,177$, $p=0,009$) besteht eine negative Beziehung zwischen Strömungsgeschwindigkeit und Besiedlungsdichte, für *Synagapetus moselyi* ($r=0,073$, $p=0,201$) eine leicht positive. Von allen drei Arten wird im Mittel eine Strömungsgeschwindigkeit besiedelt, die unterhalb der mittleren Strömungsgeschwindigkeit des Angebots liegt.

Die in diesem Teil der Untersuchung analysierten mittleren Strömungsgeschwindigkeiten sind denen aus Teil eins der Untersuchung sehr ähnlich. So kann in Teil eins für *Agapetus fuscipes* eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 0,214 gegenüber 0,185, für *Synagapetus moselyi* 0,217 gegenüber 0,233 und für *Synagapetus iridipennis* von 0,255 gegenüber 0,25 m/s in diesem Teil ermittelt werden.

Tabelle 53: Strömungspräferenz in Abhängigkeit vom Strömungsangebot.
(Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman und Kendall)

	Quellbach bei Rauischholzhausen		Grubenbach		Albach	
	Angebot	Besiedlung d. <i>Agapetus fuscipes</i>	Angebot	Besiedlung d. <i>Synagapetus iridipennis</i>	Angebot	Besiedlung d. <i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	180	616	63	220	86	273
Mittelwert Strömungsgeschw. (m/s)	0,1989	0,1847	0,2716	0,2495	0,2567	0,2325
Standardabweichung (SD)	0,1041	0,0882	0,1384	0,1138	0,1431	0,116
Korrelationskoeffizient (r)	-0,12		-0,177		0,073	
Signifikanz (p)	0,003		0,009		0,201	
	(**)		(**)		(-)	

Die Darstellung in Form kumulativer Prozente bietet die Möglichkeit, die Besiedlung der Kacheln durch die Arten zu vergleichen (Abbildung 62). Es ist dabei jedoch zu berücksichtigen, dass die Ergebnisse für die einzelnen Arten an unterschiedlichen Gewässern mit unterschiedlichem Strömungsangebot gewonnen werden. Allein diese Unterschiede im Angebot können unterschiedliche Kurvenverläufe bedingen. Auf zugrunde liegende Präferenzen der Arten kann somit nicht geschlossen werden. Dies belegt ein unmittelbarer Vergleich von *Agapetus fuscipes* mit *Synagapetus moselyi* auf der Grundlage von Daten, die an demselben Gewässer gewonnenen werden (vgl. hierzu auch Abbildung 63 und Tabelle 54).

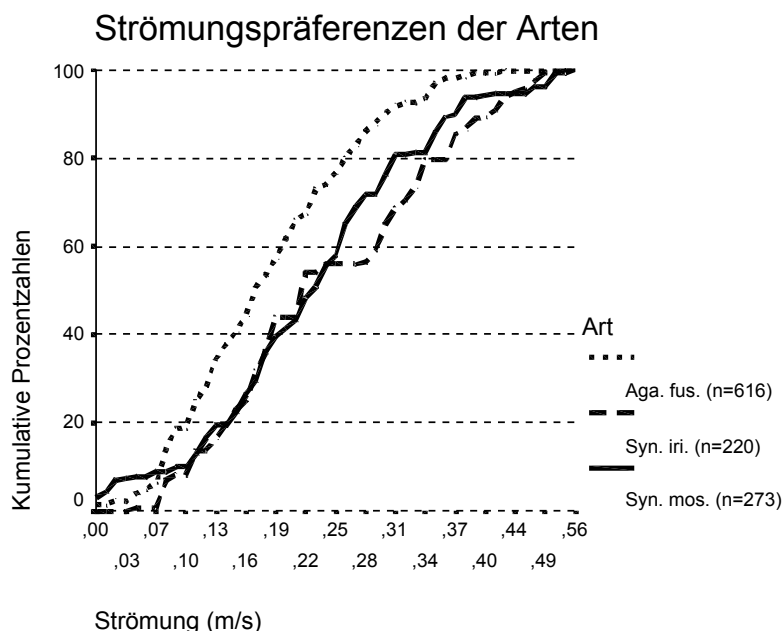


Abbildung 62: Dargestellt ist die Strömungswahl der Larven der untersuchten Arten in Form kumulativer Prozentkurven. Es werden Daten aus unterschiedlichen Gewässern berücksichtigt.

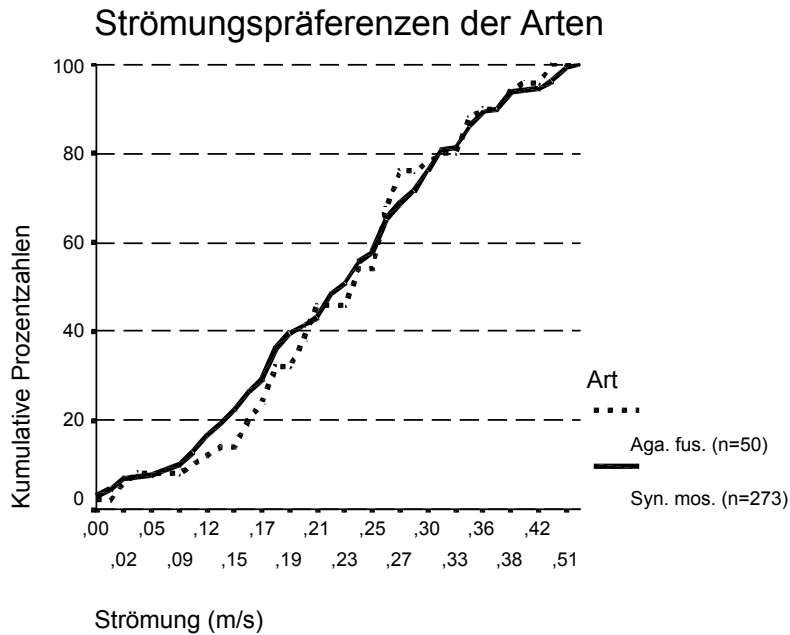


Abbildung 63: Dargestellt ist die Strömungspräferenz der Larven der untersuchten Arten in Form kumulativer Prozentkurven. Es werden ausschließlich Daten eines Gewässers berücksichtigt.

Tabelle 54: Vergleich der Strömungspräferenzen zwischen den Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*.

(t-Test für unabhängige Stichproben; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	50	273
Mittelwert (M)	0,2348	0,2325
Standardabweichung(SD)	0,105	0,116
Freiheitsgrade (df)	321	
Prüfgröße t	0,131	
Signifikanz (p)	0,896	
	(-)	

Auf einen Vergleich zwischen Larven- und Puppenaufenthaltssorten in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit wird in diesem Versuchsteil verzichtet, obwohl vereinzelt Verpuppungen auf den Tonkacheln stattgefunden haben. Die Ergebnisse des Teils zwei der Arbeit belegen jedoch deutlich, dass es sich bei den angebotenen glatten Kacheloberflächen nicht um geeignete Verpuppungshabitate handelt.

6.3.2 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten

6.3.2.1 Änderungen der Individuendichte

Zunächst soll die Entwicklung der Individuenzahlen in Abhängigkeit von den Versuchsbedingungen betrachtet werden. Abbildung 64 sowie Tabelle 55 fassen die Ergebnisse dieses Versuchsteils zusammen. Es werden dabei die jeweiligen Startbedingungen (Tabelle 48) mit denen der Kontrollen und dem erfassten Gesamtschlupf verglichen.

Unter allen Versuchsbedingungen können während der Versuchsdauer zum Teil erhebliche Mortalitätsraten beobachtet werden. Die Überlebensraten liegen in Hälterungsgefäßen mit einem Besatz von 50 Individuen zwischen 24 und 44%, bei einem Besatz von 100 Tieren bei 23 bis 28%. Bei Hälterungsgefäßen mit einem ursprünglichen Besatz von 500 Tieren liegen die Überlebensraten zwischen 6,2 und 8,6%.

Die höheren Mortalitätsraten bei zunehmender Dichte führen zu einer Angleichung der Zahl geschlüpfter Individuen pro Versuchsbedingung. Diese liegen bei Hälterungsgefäßen mit einem ursprünglichen Besatz von 50 Tieren bei 12 bis 22 Tieren, bei Hälterungsgefäßen mit einem ursprünglichen Besatz von 500 Individuen bei 31 bis 43 Tieren.

Die Abnahme der Individuen in den dicht besetzten Hälterungsgefäßen ist dabei keinesfalls nur bei der Betrachtung des Gesamtschlupfs erkennbar. Bereits nach 2 Monaten Versuchsdauer kann eine deutliche Reduktion der Individuenzahlen beobachtet werden.

Die überdurchschnittlichen Mortalitätsraten in den mit 500 Individuen besetzten Hälterungsgefäßen drückt sich auch in den errechneten standardisierten Residuen aus. Vergleicht man den Schlupferfolg der Arten in Abhängigkeit von der Hälterungsbedingung miteinander, so ist dieser trotz der erfolgten Angleichung als höchst signifikant unterschiedlich einzustufen.

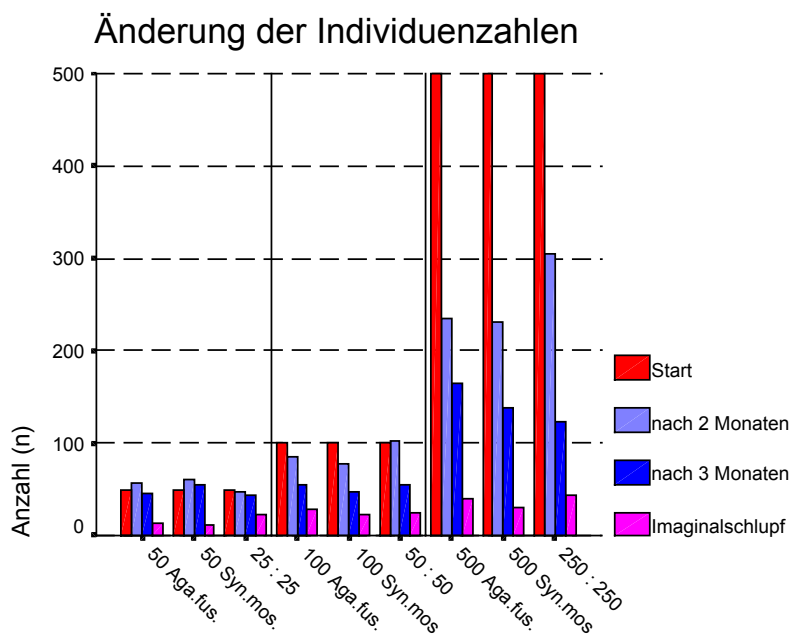


Abbildung 64: Veränderungen der Individuenzahlen in Abhängigkeit von Hälterungsdauer und Konkurrenzbedingung.

Tabelle 55: Überlebensrate und Schlupfrate in Abhängigkeit von der Konkurrenz.
(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

Versuchsbedingung	50 Aga. fus.	50 Syn. mos.	25: 25	100 Aga. fus.	100 Syn. mos.	50: 50	500 Aga. fus.	500 Syn. mos.	250: 250
Anzahl Start (n)	50	50	50	100	100	100	500	500	500
Anzahl nach 2 Mo- naten (n / %)	56 ¹³ / (112)	61/ (122)	47/ 94	86/ 86	78/ 78	103/ (103)	234/ 47	231/ 46	305/ 61
Anzahl nach 3 Mo- naten (n / %)	45/ 90	55/ 110	44/ 88	54/ 54	48/ 48	55/ 55	164/ 33	138/ 28	124/ 25
Anzahl geschlüpft (n / %)	13/ 26	12/ 24	22/ 44	28/ 28	23/ 23	25/ 25	39/ 7,8	31/ 6,2	43/ 8,6
Erwartete Prozent- zahl	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4
Standardisiertes Residuum	0,99	0,56	4,89 (***)	1,43	0,35	0,78	-2,90 (**)	-3,33 (***)	-2,68 (**)
Chi-Quadrat	54,477								
Freiheitsgrade (dF)	8								
Signifikanz (p)	<0,001 (***)								

6.3.2.2 Änderung der Individuendichte durch interspezifische Konkurrenz

Im Folgenden sollen durch interspezifische Konkurrenz begründete Verschiebungen in der Artenzusammensetzung analysiert werden. Betrachtet man zunächst die Verteilung nach 2-monatiger Versuchsdauer, so fällt auf, dass sich im Hälterungsgefäß mit der höchsten Dichte Verschiebungen zugunsten von *Agapetus fuscipes* ergeben haben. Im Hälterungsgefäß mit der niedrigsten Dichte dominiert hingegen zu dieser Zeit *Synagapetus moselyi*.

¹³ In wenigen Fällen kommt es zu einer Erhöhung der Individuenzahl in einem Hälterungsgefäß während der Versuchsdauer. Grund hierfür ist die Migration einiger Larven von einem Hälterungsgefäß in ein benachbartes. Nachdem dieses Problem bei der ersten Kontrolle erkannt wird, erfolgt im Weiteren eine Unterbindung des Austausches durch Änderung des Versuchsaufbaus.

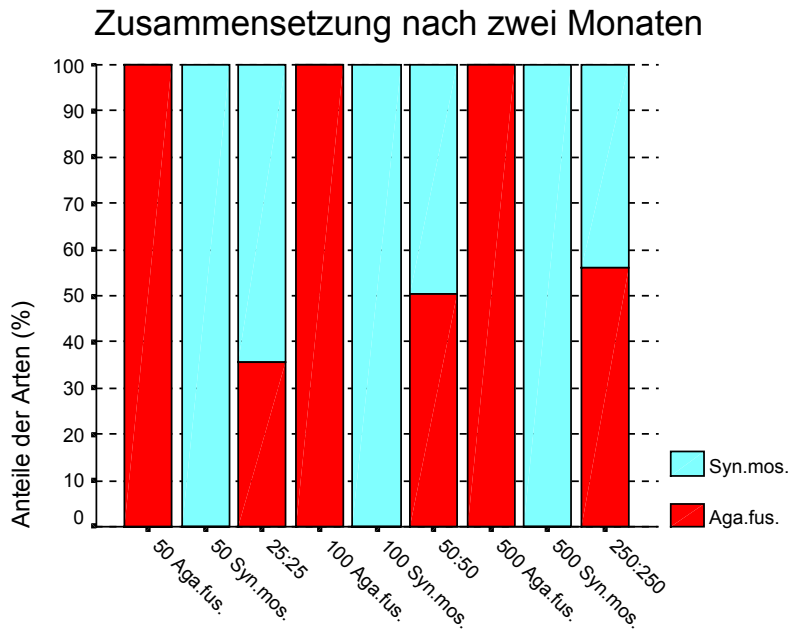


Abbildung 65: Veränderungen der Anteile der Arten bei unterschiedlichen Dichten nach zwei-monatiger Versuchsdauer.

Nach einem weiteren Monat Hälterung beträgt der Anteil von *Agapetus fuscipes* im 25:25-Hälterungsgefäß nun fast 50 %, im 50:50-Gefäß 60% und im 250:250-Gefäß sogar angenähert 85%.

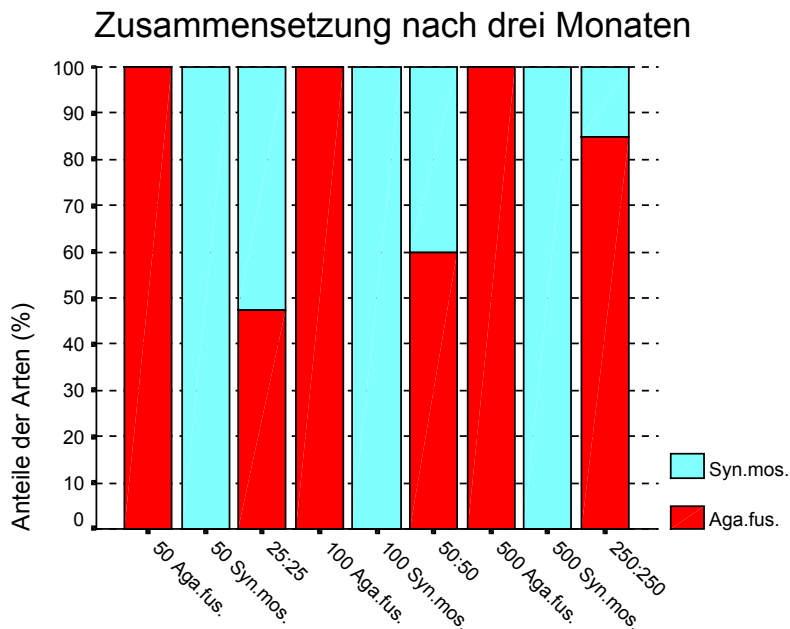


Abbildung 66: Veränderungen der Anteile der Arten bei unterschiedlichen Dichten nach drei-monatiger Versuchsdauer.

Die Unterschiede in der Artenzusammensetzung des Gesamtschlupfes sind sogar noch gravierender. Hier liegt der Anteil von *Agapetus fuscipes* im 25:25-Gefäß bei fast 70%, im 50:50-Gefäß bei 80% und im 250:250-Gefäß gar bei über 80 %. Die festgestellten Unterschiede im Schlupf sind im 50:50-Gefäß sehr signifikant, im 250:250-Gefäß sogar höchst signifikant.

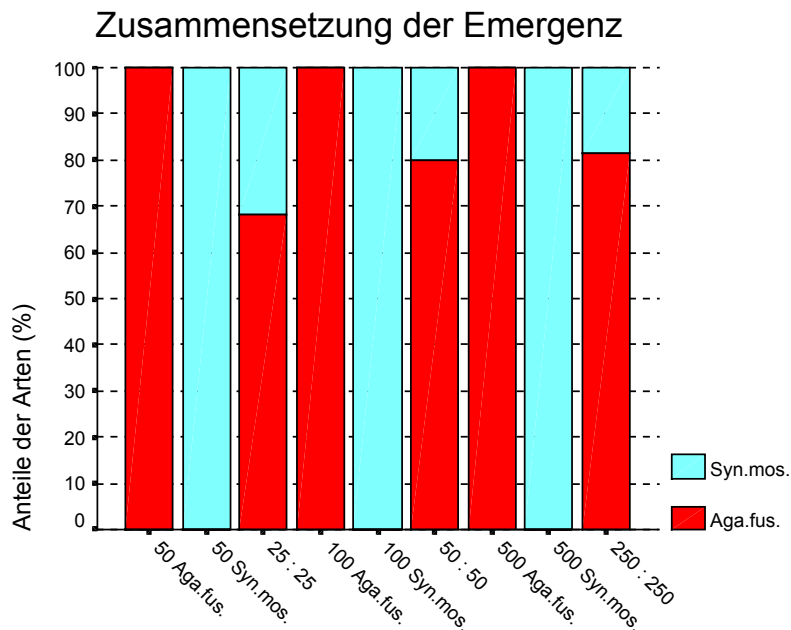


Abbildung 67: Dargestellt sind die Veränderungen der Anteile der Arten bei unterschiedlichen Dichten für den Gesamtschlupf.

Tabelle 56: Überlebensrate und Schlupfrate in Abhängigkeit von der interspezifischen Konkurrenz.
(Binominal-Test)

	25:25			50:50			250:250		
	Aga. fus.	Syn. mos.	Ver- puppt	Aga. fus.	Syn. mos.	Ver- puppt	Aga. fus.	Syn. mos.	Ver- puppt
Anzahl Start (n)	25	25		50	50		250	250	
Anzahl nach 2 Monaten (n/%)	11/ 44	20/ 80	16/ 32	51/ (102)	50/ 100	2/ 2	154/ 61	120/ 48	31/ 6,2
Anzahl nach 3 Monaten (n/%)	9/ 36	10/ 40	25/ 50	27/ 54	18/ 36	10/ 10	72/ 29	13/ 5,2	39 7,8
Anzahl geschl. (n/%)	15/ 60	7/ 28	-	20/ 40	5/ 10	-	35/ 14	8/ 3,2	-
Erwartete An- zahl (n)	11	11		12,5	12,5		21,5	21,5	
Signifikanz (p)	0,134 (-)			0,004 (**)			<0,001 (***)		

6.3.2.3 Änderungen in Körpergröße und Gewicht

Unter interspezifischen Konkurrenzbedingungen erreicht *Agapetus fuscipes* nicht nur eine deutlich höhere Schlupfrate als *Synagapetus moselyi*, die Individuen der Art

sind offensichtlich auch in der Lage, die durch die Mortalität von *Synagapetus moseleyi*-Larven frei werdenden Ressourcen zu nutzen. So werden unter interspezifischen Konkurrenzbedingungen gehaltene Individuen von *Agapetus fuscipes* größer als jene, die einer intraspezifischen Konkurrenz ausgesetzt sind. Die zunehmende Größe drückt sich sowohl in einer größeren Flügellänge als auch in einem höheren Trokengewicht aus.

Auch die intraspezifische Konkurrenz schlägt sich in Körpergröße und Gewicht nieder. So werden Tiere, die in Dichten von 100 oder 500 Individuen pro Gefäß gehalten werden, deutlich kleiner als jene, die in einer Dichte von 50 Tieren pro Gefäß aufwachsen.

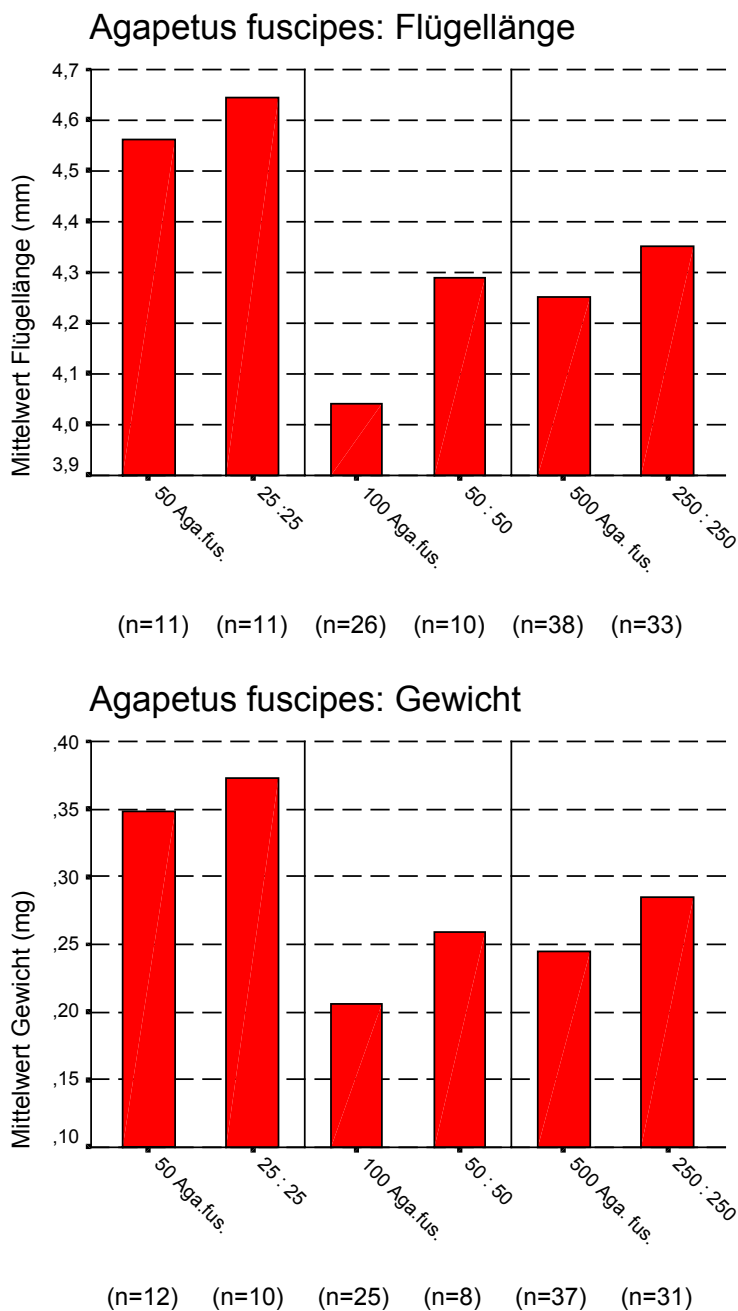


Abbildung 68: Dargestellt sind die Mittelwerte für Größe und Gewicht der geschlüpften Individuen in Abhängigkeit von der Konkurrenzbedingung für *Agapetus fuscipes*.

Exakt gegenteilig verhält es sich mit Körpergröße und Gewicht von *Synagapetus moselyi*. Die Organismen dieser Art werden unter interspezifischen Konkurrenzbedingungen deutlich kleiner und leichter als unter intraspezifischen. Die unterschiedlichen Hälterungsdichten schlagen sich auch bei dieser Art eindeutig auf Körpergröße und Gewicht nieder. So werden die geschlüpften Imagines mit zunehmender Hälterungsdichte kleiner.

Die Unterschiede zwischen inter- und intraspezifisch konkurrierenden Organismen sind bis auf eine Ausnahme signifikant (vgl. hierzu Tabelle 57 sowie Tabelle 58).

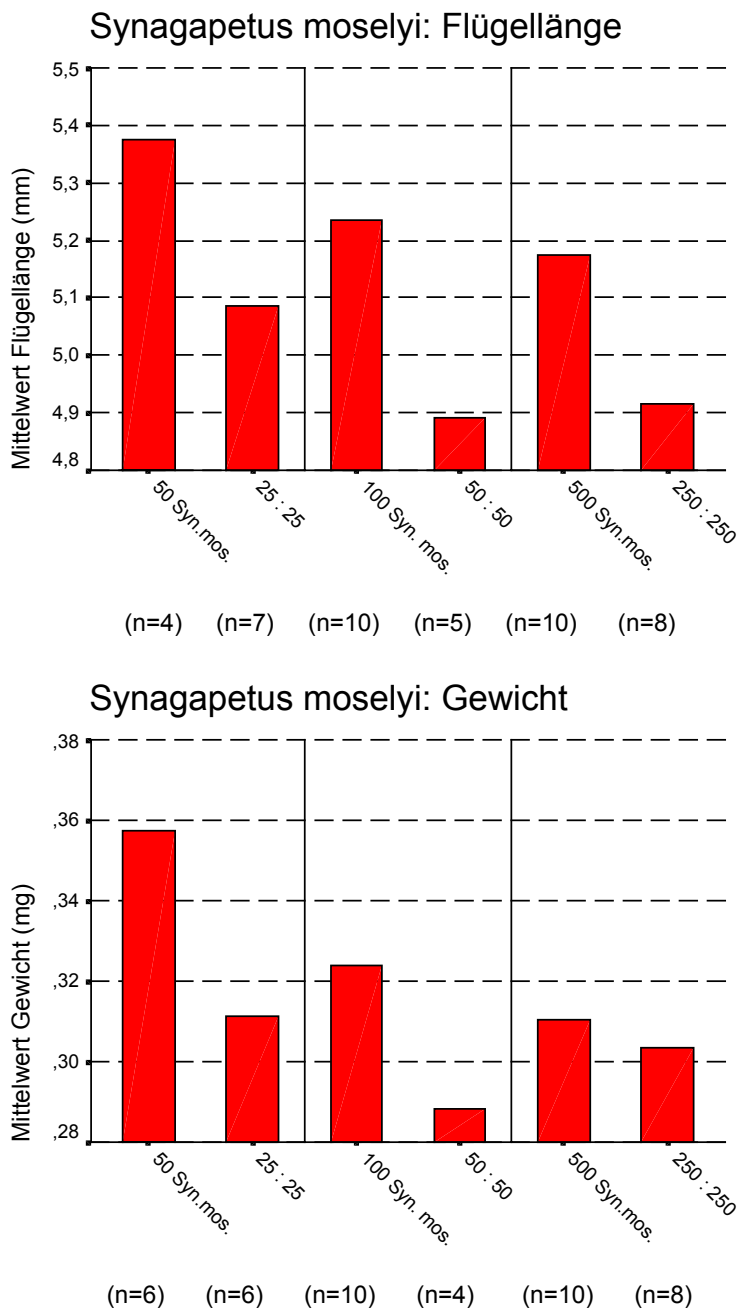


Abbildung 69: Dargestellt sind die Mittelwerte für Größe und Gewicht der geschlüpften Individuen in Abhängigkeit von der Konkurrenzbedingung für *Synagapetus moselyi*.

Tabelle 57: Flügelänge in Abhängigkeit von der Konkurrenz.

(t-Test für unabhängige Stichproben; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
<i>Interspezifische Konkurrenz</i>	<i>ja</i>	<i>nein</i>	<i>ja</i>	<i>nein</i>
Anzahl (n)	54	75	20	24
Mittelwert (mm)	4,399	4,224	4,970	5,233
Standardabweichung(SD)	0,363	0,426	0,383	0,273
Freiheitsgrade (df)	127		42	
Prüfgröße t	2,439		-2,660	
Signifikanz (p)	0,016		0,011	
	(*)		(*)	

Tabelle 58: Gewicht in Abhängigkeit von der Konkurrenz.

(t-Test für unabhängige Stichproben; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
<i>Interspezifische Konkurrenz</i>	<i>ja</i>	<i>nein</i>	<i>ja</i>	<i>nein</i>
Anzahl (n)	49	74	18	26
Mittelwert (mg)	0,299	0,248	0,303	0,327
Standardabweichung(SD)	0,103	0,114	0,043	0,042
Freiheitsgrade (df)	121		42	
Prüfgröße t	2,471		-1,838	
Signifikanz (p)	0,015		0,073	
	(*)		(-)	

6.3.3 Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

6.3.3.1 Festheftung und Schlupf

Als Maß für den Entwicklungserfolg sollen in einem ersten Auswertungsschritt zunächst zwei Parameter herangezogen werden. Dabei handelt es sich zum einen um die Festheftungsrate, zum anderen um die Schlupfrate. Bei der Ermittlung der Festheftungsrate werden jene Individuen berücksichtigt, die sich zum Zwecke der Verpuppung befestigen. Bei der Schlupfrate handelt es sich um den Anteil, der auch die Puppenphase erfolgreich beendet und schlüpft.

Vergleicht man zunächst die Festheftungs- und die Schlupfrate in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur für *Agapetus fuscipes*, so fallen die hohen Mortalitätsraten bei niedrigen Temperaturen auf. Es heften sich bei 6°C gerade einmal 36% der Tiere zur Verpuppung an, zum Schlupf kommen sogar nur 12%. Ein Temperaturoptimum scheint für die Art bei 15°C vorzuliegen. Hier betragen Festheftungs- und Schlupfrate jeweils 92%. Nicht viel geringer sind die Überlebensraten bei 12°C mit immerhin noch 86% Schlupferfolg. Deutlich geringer fällt der Schlupf bei 9°C aus. Während sich immerhin noch 64% der Tiere zur Verpuppung anheften, schlüpfen nur 48%. Die 6/12°C-Wechseltemperatur wird offenbar deutlich besser vertragen als die konstante 9°C-Temperatur. Hier liegt die Schlupfrate bei 84%.

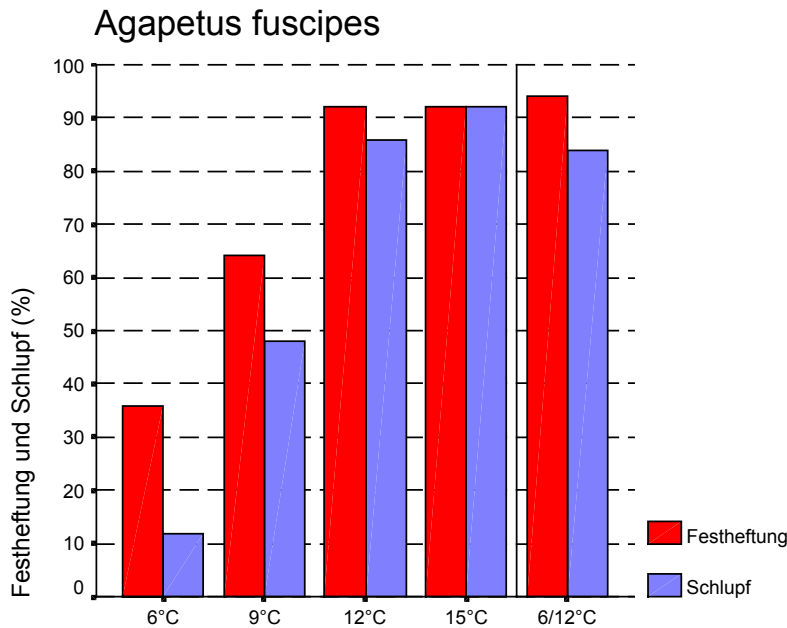


Abbildung 70: Dargestellt ist die Festheftungsrate sowie die Schlupfrate in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur für *Agapetus fuscipes*. Pro Versuchsbedingung werden 50 Tiere gehalten.

Ähnlich, jedoch noch deutlicher in der Tendenz, stellen sich die Ergebnisse für *Synagapetus iridipennis* dar. Diese Art besitzt ein deutlich ausgeprägtes Temperaturoptimum bei 15°C. Bei dieser Temperatur schlüpfen mit 76,7% die mit Abstand meisten Tiere. Auch diese Art zeigt bei niedrigen Temperaturen eine hohe Mortalitätsrate. Bei 6°C schlüpfen lediglich 20% der Tiere. Zwischen diesen beiden Extremen ergibt sich ein fast linearer Verlauf. Die 6/12°C-Wechseltemperatur wird von dieser Art schlechter vertragen als die konstante 9°C-Temperatur. Bemerkenswert sind die insgesamt deutlich niedrigeren Schlupfraten von *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zu denen von *Agapetus fuscipes*.

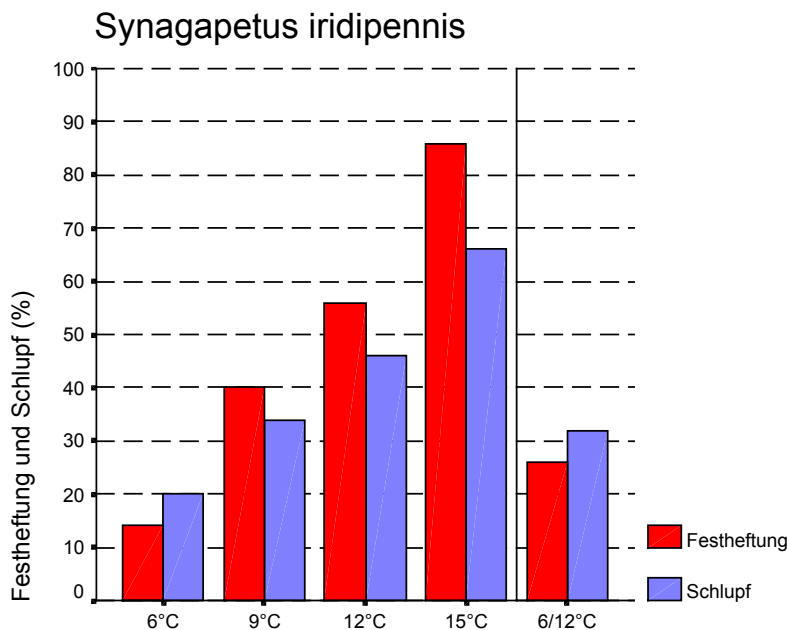


Abbildung 71: Dargestellt ist die Festheftungsrate sowie die Schlupfrate in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur für *Synagapetus iridipennis*. Pro Versuchsbedingung werden 50 Tiere gehalten.

Die Art *Synagapetus moselyi* zeigt einen sehr ausgeglichenen Schlupferfolg. Lediglich bei 12°C ist dieser mit 74% ein wenig erhöht. Auch bei niedrigen Temperaturen von 6°C erreicht die Art mit 56% vergleichsweise hohe Schlupfraten. Die Wechseltemperatur wird genau so gut vertragen wie die konstante 6°C-Temperatur, jedoch ist auch der Schlupferfolg bei 9°C mit 54% ähnlich hoch.

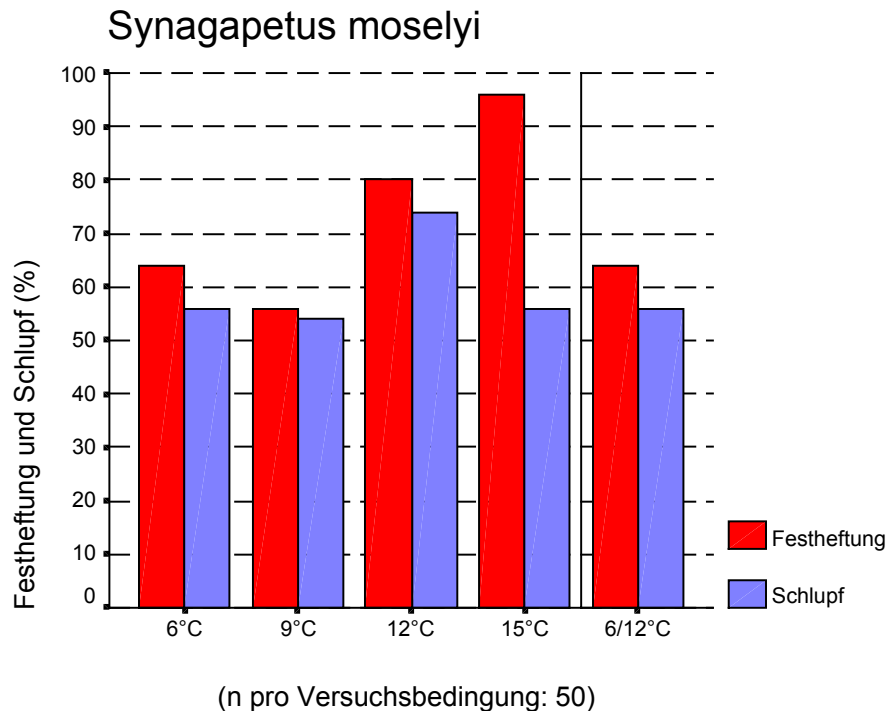


Abbildung 72: Dargestellt sind die Festheftungs- und Schlupfrate in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur für *Synagapetus moselyi*. Pro Versuchsbedingung werden 50 Tiere gehältert.

In Tabelle 59 werden die Ergebnisse eines Tests auf Gleichheit der Gruppen hinsichtlich der erreichten Festheftungs- und Schlupfraten zusammengefasst. Dabei werden sowohl für *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus iridipennis* die großen Unterschiede in der Festheftungs- und Schlupfrate in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur bestätigt. Im Gegensatz dazu werden die geringen Unterschiede bei *Synagapetus moselyi* als nicht signifikant ausgewiesen.

Tabelle 59: Verpuppungs- und Schlupfrate in Abhängigkeit von der Temperatur.
(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

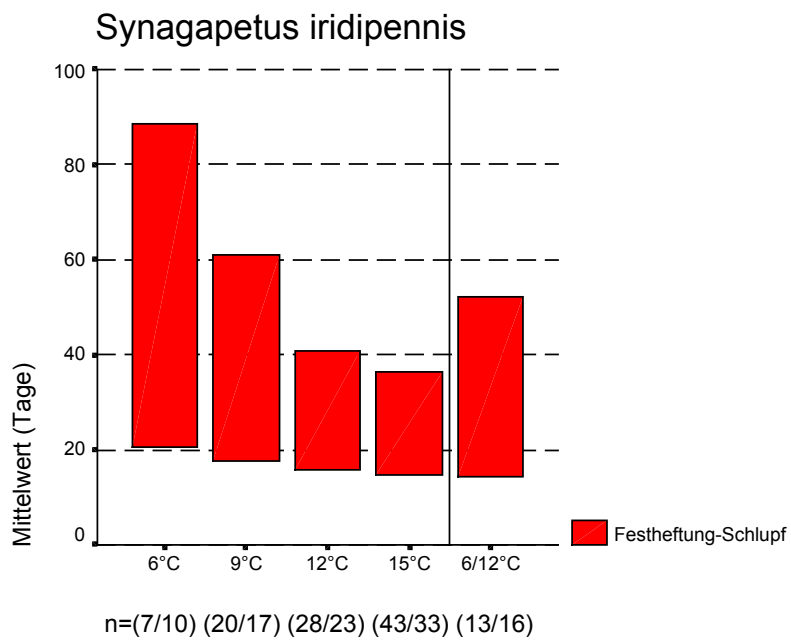
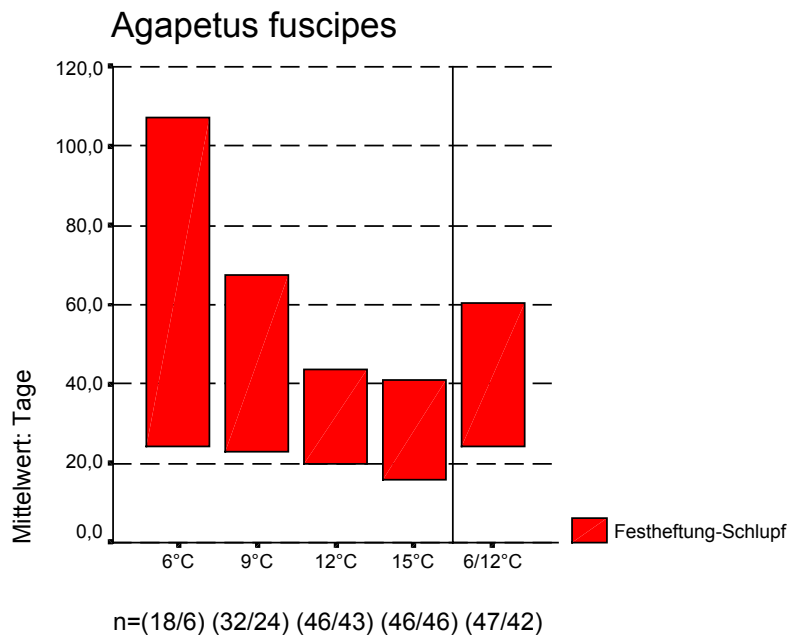
<i>Agapetus fuscipes</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Anzahl gesamt (n)	50	50	50	50	50
Anzahl festgeheftet (n)	18	32	46	46	47
Festheftungsrate (%)	36	64	92	92	94
Erwartete Anzahl (n)	37,8	37,8	37,8	37,8	37,8
Standardisiertes Residuum	-3,22	-0,94	1,33	1,33	1,5
Chi-Quadrat	17,058				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	0,002				
	(**)				
Anzahl geschlüpft (n)	6	24	43	46	42
Schlupfrate (%)	12	48	86	92	84
Schlupferfolg (%)	33	75	93,5	100	89,4
Erwartete Anzahl (n)	32,2	32,2	32,2	32,2	32,2
Standardisiertes Residuum	-4,69	-1,45	1,90	2,43	1,72
Chi-Quadrat	35,925				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	<0,001				
	(***)				
<i>Synagapetus iridipennis</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Anzahl gesamt (n)	50	50	50	50	50
Anzahl festgeheftet (n)	7	20	28	43	13
Festheftungsrate (%)	14	40	56	86	26
Erwartete Anzahl (n)	22,2	22,2	22,2	22,2	22,2
Standardisiertes Residuum	-3,23	-0,47	1,23	4,41	-1,95
Chi-Quadrat	35,441				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	<0,001				
	(***)				
Anzahl geschlüpft (n)	10	17	23	33	16
Schlupfrate (%)	20	34	46	66	32
Schlupferfolg (%)	(142)	85	82	76,7	(123)
Erwartete Anzahl (n)	19,8	19,8	19,8	19,8	19,8
Standardisiertes Residuum	-2,20	-0,63	0,72	2,97	-0,85
Chi-Quadrat	15,29				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	0,004				
	(**)				

<i>Synagapetus moselyi</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Anzahl gesamt (n)	50	50	50	50	50
Anzahl festgeheftet (n)	32	28	40	48	32
Festheftungsrate (%)	64	56	80	96	64
Erwartete Anzahl (n)	36	36	36	36	36
Standardisiertes Residuum	-0,67	-1,33	0,67	2	-0,67
Chi-Quadrat	7,111				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	0,130				
	(-)				
Anzahl geschlüpft (n)	28	27	37	28	28
Schlupfrate (%)	56	54	74	56	56
Schlupferfolg (%)	87,5	96,4	92,5	58,3	87,5
Erwartete Anzahl (n)	29,6	29,6	29,6	29,6	29,6
Standardisiertes Residuum	-0,29	-0,48	1,36	-0,29	-0,29
Chi-Quadrat	2,338				
Freiheitsgrade (dF)	4				
Signifikanz (p)	0,674				
	(-)				

6.3.3.2 Die Dauer der Puppenphase

Um die Dauer der Puppenphase in Abhängigkeit von der Temperatur ermitteln zu können, wird jedes Individuum unmittelbar nach der Festheftung einzeln markiert. Bei jeder Kontrolle werden die Puppengehäuse auf Schlupf hin überprüft. Somit können für jede Art und Hälterungsbedingung ein mittleres Festheftungs- und Schlupfdatum, dadurch wiederum eine mittlere Dauer der Puppenphase ermittelt werden.

Ein Vergleich der Dauern der Puppenphasen zwischen den Arten wird durch die Abbildung 73 ermöglicht. Für alle drei untersuchten Arten kann eine vergleichbare temperaturabhängige Dauer der Puppenphase festgestellt werden. In allen Fällen nimmt die mittlere Dauer bis zur Festheftung mit steigender Temperatur ab. Gleiches gilt für die Dauer bis zum Schlupf. Tabelle 60 fasst die Ergebnisse der Auswertung zusammen.



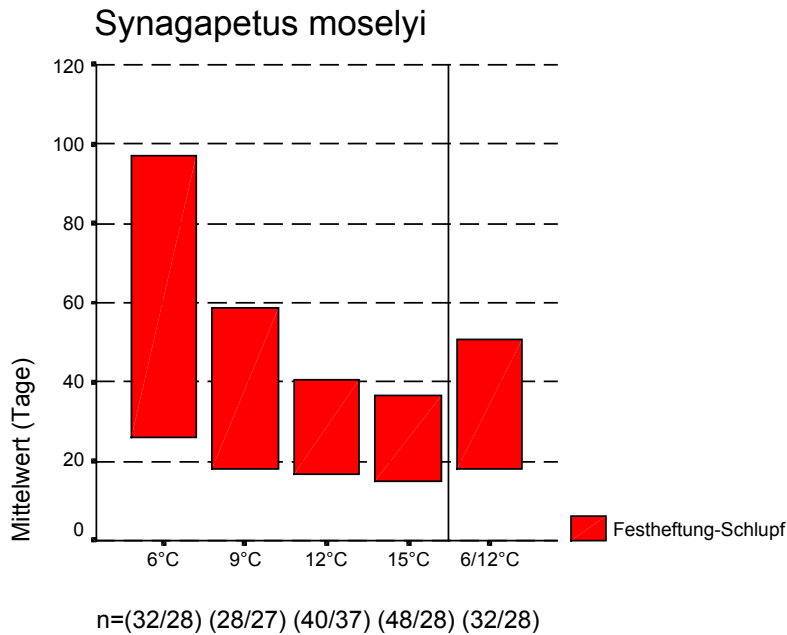


Abbildung 73: Dargestellt sind die Mittelwerte für die Zeitpunkte der Festheftung und des Imaginalschlupfes nach Hälterungsbeginn der drei untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur. Pro Versuchsbedingung und Art werden 50 Tiere gehältert. Die Anzahl der festgehefteten / geschlüpften Tiere ist unter den Balken angegeben.

In Abbildung 74 sind die Mittelwerte der Dauern der Puppenphase mit zugehörigen Konfidenzintervallen für die unterschiedlichen Hälterungsbedingungen nach Art getrennt dargestellt. Zwischen 6°C- und 15°C-Bedingungen bestehen beträchtliche Unterschiede in den ermittelten Dauern der Puppenphasen. Während bei 6°C die mittlere Dauer der Puppenphase von *Agapetus fuscipes* bei 82,61 Tagen liegt, beträgt diese bei 15°C nur noch 25,35 Tage, was einer Differenz von 57,26 Tagen entspricht. Für *Synagapetus iridipennis* beträgt diese Differenz 46,14 Tage, für *Synagapetus moselyi* 49,14 Tage.

Bei gleicher Hälterungstemperatur unterscheiden sich die untersuchten Arten in den mittleren Dauern der Puppenphasen hingegen nur geringfügig.

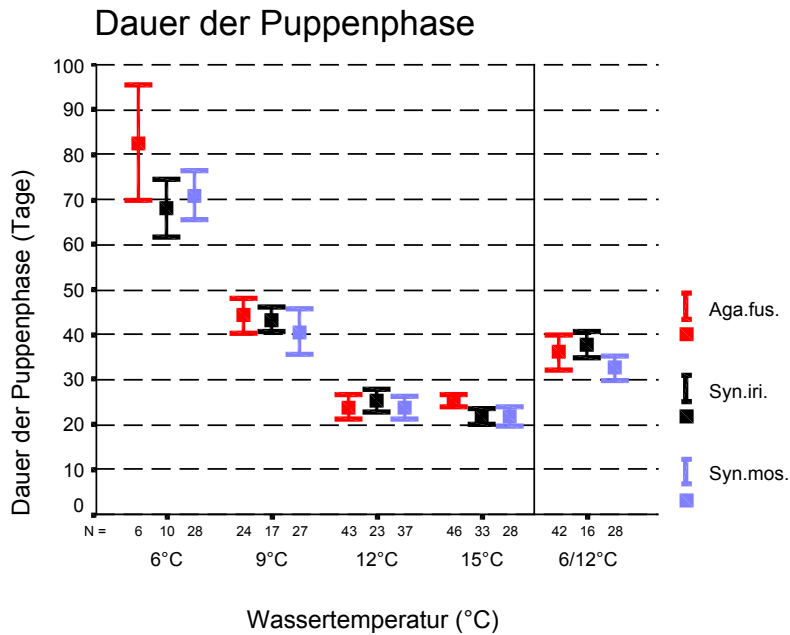


Abbildung 74: Mittelwerte der Dauern der Puppenphasen der untersuchten Arten mit Konfidenzintervall (95%) in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur.

Als Maß für möglicherweise vorhandene Synchronisationseffekte wird die Standardabweichung für die Dauer der Puppenphase berechnet (vgl. Tabelle 60). Dabei lässt sich eine geringe Standardabweichung als Synchronisation, eine hohe als Desynchronisation interpretieren. Betrachtet man die Standardabweichungen in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur, so nimmt diese bei allen drei Arten mit zunehmender Temperatur ab. Die Art *Synagapetus iridipennis* besitzt bei allen getesteten Temperaturen die niedrigsten Standardabweichungen, schlüpft also vergleichsweise synchron.

Für die 6/12°C-Wechseltemperatur lässt sich kein eindeutiger Trend ableiten. Während die Standardabweichung für *Synagapetus iridipennis* im unteren Bereich der berechneten Abweichungen liegt, entspricht die Abweichung für *Synagapetus moseleyi* einer, die bei einer theoretischen Hälterungstemperatur von über 12°C wahrscheinlich wäre. Ganz anders das Bild für *Agapetus fuscipes*. Bei dieser Art ist die Standardabweichung bei Wechseltemperatur sogar am höchsten. Sie liegt noch über der für 6°C berechneten.

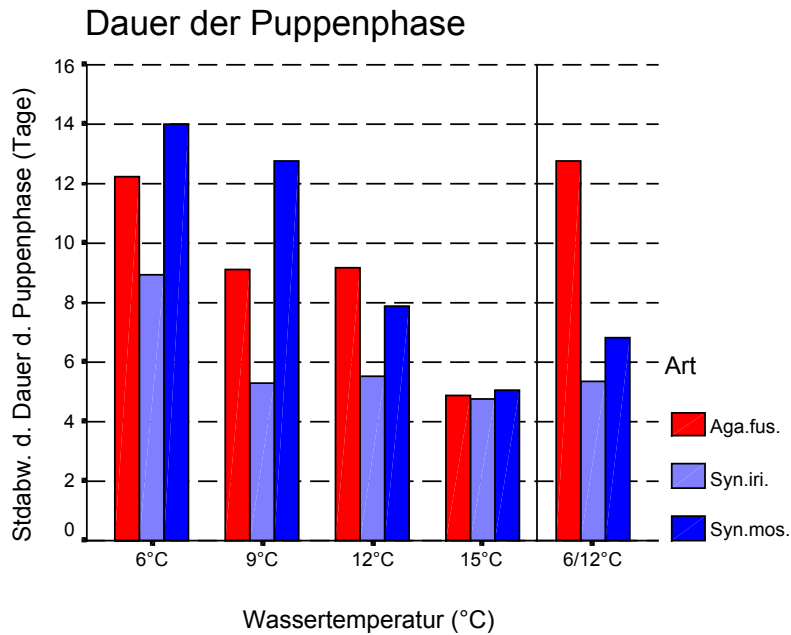


Abbildung 75: Dargestellt sind die Standardabweichungen der Dauern der Puppenphasen für die drei untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Wassertemperatur.

6.3.3.3 Die Entwicklungsrate

Unter Verwendung des Kehrwertes des Medians aus der Dauer der Puppenphase lässt sich für alle Hälterungstemperaturen die Entwicklungsrate errechnen. Durch Berechnung der Regressionsgeraden aus den Entwicklungsraten kann so ein theoretischer Entwicklungsnullpunkt ermittelt werden. Es handelt sich dabei um exakt jene Temperatur, bei der keine Entwicklung mehr stattfindet, also um den Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse.

Die Formel für die Kurvenanpassungen für den Parameter „Dauer der Puppenphase“ sowie die Formel der Regressionsgeraden mit zugehörigen R-Quadrat-, F- und Signifikanzwerten sind in Tabelle 60 zusammengefasst.

Für die Art *Agapetus fuscipes* lässt sich mit 2,03 ($r^2=0,75$; $p>0,05$) ein deutlich niedrigerer Entwicklungsnullpunkt errechnen als für *Synagapetus iridipennis* mit 2,88 ($r^2=0,99$; $p=0,005$) und *Synagapetus moselyi* mit 2,63 ($r^2=0,98$; $p=0,009$). Der R-Quadrat-Wert ist jedoch für *Agapetus fuscipes* mit 0,75 sehr niedrig und statistisch nicht abgesichert.

Im Versuch werden solche niedrigen Temperaturen nicht getestet, sodass ein Abgleich mit experimentellen Befunden zum Zwecke einer Plausibilitätsprüfung nicht durchgeführt werden kann.

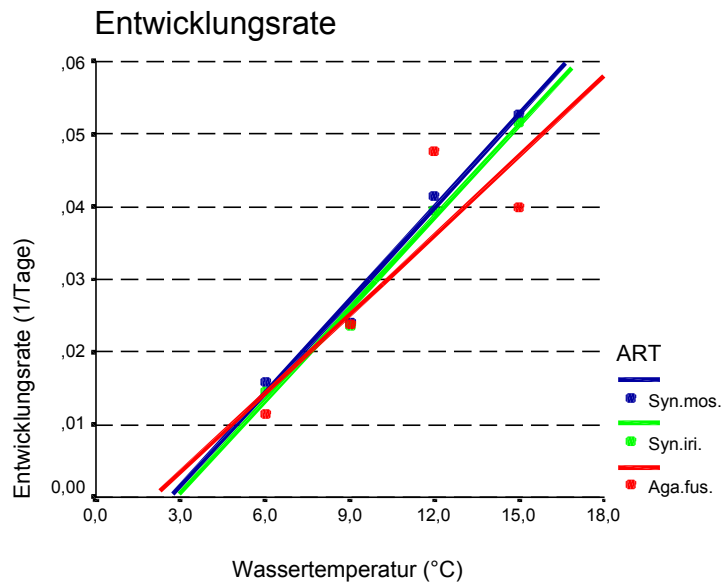


Abbildung 76: Dargestellt sind die Entwicklungsraten für die Puppenphase der drei untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Zur Berechnung wird jeweils der reziproke Wert des Medians der Dauer der Puppenphase verwendet.

Tabelle 60: Verpuppungsbeginn und -dauer bei den untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur.

(Beschreibung der Zusammenhänge für:

Dauer der Puppenphase: Kurvenanpassung: Modell „Exponent“ mit Formel: $y = b_0 * x^{b_1}$;
 Entwicklungsrate: Einfache lineare Regression mit Formel: $y = b_1 * x + b_0$;
 Wechseltemperatur 6/12°C in beiden Fällen nicht berücksichtigt)

<i>Agapetus fuscipes</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Festheftung					
Anzahl verpuppt (n)	18	32	46	46	47
Mittelwert d Festheftung (Tag n. Hälterungsbeginn)	24,39	23,09	20	15,89	24,38
Standardabweichung (SD)	11,70	9,64	10,24	4,60	11,02
Dauer der Puppenphase					
Anzahl geschlüpft (n)	6	24	43	46	42
Mittelwert der Dauer der Puppenphase (Tage)	82,61	44,20	23,88	25,35	36,05
Median der Dauer der Puppenphase (Tage)	87,61	41,91	21,00	25,11	35,62
Standardabweichung (SD)	12,25	9,14	9,20	4,85	12,75
Konfidenzintervall (95%)	69,8 - 95,5	40,3 – 48,1	21,1 – 26,7	23,9 – 26,8	32,1 – 40,0
Kurvenanpassung für die Dauer der Puppenphase	$y = 574,191 * x^{-1,2126}$;				
R-Quadrat	0,469				
Prüfgröße F	103,36				
Signifikanz (p)	<0,001				
Regressionsgerade für Entwicklungsrate	$y = 0,0036 * x - 0,0075$;				
Entwicklungsnulldpunkt (°C)	2,083				
R-Quadrat	0,754				
Prüfgröße F	6,11				
Signifikanz (p)	0,132				
	(-)				

<i>Synagapetus iridipennis</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Festheftung					
Anzahl verpuppt (n)	7	20	28	43	13
Mittelwert d Festheftung (Tag n. Hälterungsbeginn)	20,57	17,5	15,64	14,60	14,23
Standardabweichung (SD)	7,02	6,73	5,91	4,12	3,00
Dauer der Puppenphase					
Anzahl geschlüpft (n)	10	17	23	33	16
Mittelwert der Dauer der Puppenphase (Tage)	67,93	43,38	25,32	21,79	37,83
Median der Dauer der Puppenphase (Tage)	68,43	42,5	25,36	19,4	39,77
Standardabweichung (SD)	8,96	5,31	5,51	4,76	5,37
Konfidenzintervall (95%)	61,5 – 74,3	40,7 – 46,1	22,9 – 27,7	20,1 – 23,5	35,0 – 40,7
Kurvenanpassung für die Dauer der Puppenphase	$y = 709,059 * x^{-1,3078};$				
R-Quadrat	0,807				
Prüfgröße F	338,14				
Signifikanz (p)	<0,001				
Regressionsgerade für Entwicklungsrate	$y = 0,0042 * x - 0,0121;$				
Entwicklungsnullpunkt (°C)	2,88				
R-Quadrat	0,99				
Prüfgröße F	191,96				
Signifikanz (p)	0,005				
	(**)				

<i>Synagapetus moselyi</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
Festheftung					
Anzahl verpuppt (n)	32	28	40	48	32
Mittelwert d Festheftung (Tag n. Hälterungsbeginn)	26,19	18,25	16,95	15,04	17,94
Standardabweichung (SD)	12,63	8,11	6,68	4,90	8,27
Dauer der Puppenphase					
Anzahl geschlüpft (n)	28	27	37	28	28
Mittelwert der Dauer der Puppenphase (Tage)	70,92	40,49	23,73	21,78	32,6
Median der Dauer der Puppenphase (Tage)	62,81	41,75	24,05	18,96	30,06
Standardabweichung (SD)	13,97	12,75	7,88	5,06	6,82
Konfidenzintervall (95%)	65,5 – 76,3	35,4 – 45,5	21,1 – 26,4	19,8 – 23,7	30,0 – 35,2
Kurvenanpassung für die Dauer der Puppenphase	$y = 814,665 * x^{-1,3906};$				
R-Quadrat	0,755				
Prüfgröße F	363,41				
Signifikanz (p)	<0,001				
Regressionsgerade für Entwicklungsrate	$y = 0,0043 * x - 0,0113;$				
Entwicklungsnullpunkt (°C)	2,63				
R-Quadrat	0,982				
Prüfgröße F	106,88				
Signifikanz (p)	0,009				
	(**)				

6.3.3.4 Körpergröße und Gewicht

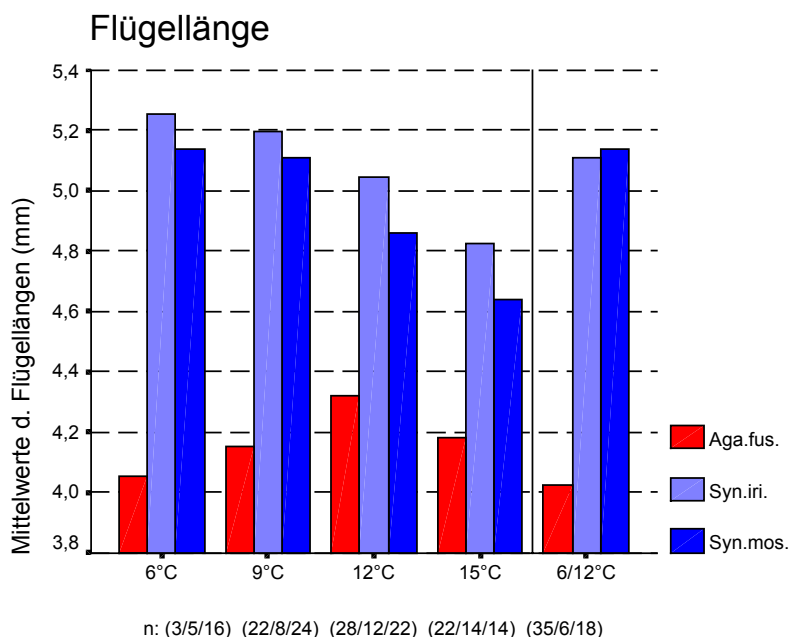
In Analogie zur Auswertung des Versuchs zur Konkurrenzfähigkeit der Arten findet auch in diesem Untersuchungsteil eine Betrachtung des Einflusses der Temperatur auf Körpergröße und Gewicht der schlüpfenden Imagines statt. Es werden wieder die Parameter „Flügelänge“ und „Trockengewicht“ verwendet. Die beiden nachfolgenden Grafiken sowie Tabelle 61 fassen die Ergebnisse dieses Auswertungsschrittes zusammen.

Mit Zunahme der Temperatur nehmen Körpergröße und Gewicht bei beiden *Synagapetus*-Arten deutlich ab. Hohe Temperaturen bedingen somit besonders bei der Art *Synagapetus iridipennis* viele, jedoch kleine, niedrige Temperaturen wenige, jedoch große Imagines.

Synagapetus moselyi hingegen erreicht auch bei niedrigen Temperaturen einen hohen Schlupferfolg. Für diese Art läge also bei gemeinsamer Betrachtung von Schlupferfolg und Größe ein Optimum bei niedrigen Temperaturen.

Die Imagines der Art *Agapetus fuscipes* erreichen maximale Körpergrößen bei 12°C Wassertemperatur. Sowohl bei niedrigeren Temperaturen als auch bei höheren nimmt die Körpergröße ab. Der maximale Schlupferfolg liegt für diese Art bei 15°C, dicht gefolgt von einem ebenfalls hohen bei 12°C. Aus der Kombination beider Ergebnisse kann für diese Art also ein Temperaturoptimum von 12°C abgeleitet werden.

Die Ergebnisse aus der Versuchsreihe mit 6/12°C-Wechseltemperatur stellen sich bezogen auf die untersuchten Arten uneinheitlich dar. Während beide *Synagapetus*-Arten bei Wechseltemperatur beachtliche Körpergrößen erreichen, werden die Imagines von *Agapetus fuscipes* besonders klein. Um die Unterschiede in Körpergröße und Gewicht zu prüfen, wird eine einfache Varianzanalyse mit dem A posteriori-Test nach Duncan durchgeführt. Die Ergebnisse dieses Vergleichs sind Tabelle 61 zu entnehmen.



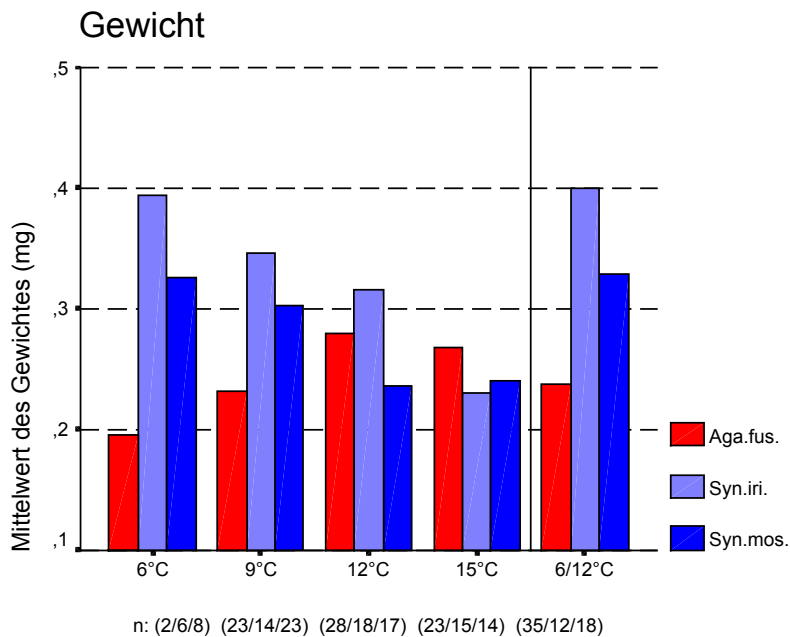


Abbildung 77: Mittelwerte der Flügellängen und des Gewichtes der im Labor geschlüpften Imagines in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Die Anzahl der vermessenen Tiere ist unter den Balken angegeben.

Tabelle 61: Flügellänge und Gewicht in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur.

(Einfaktorielle Varianzanalyse; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov; Test auf Homogenität der Varianzen: Levene Test; A posteriori-Test: Duncan)

<i>Agapetus fuscipes</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
<i>Flügellänge</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	6/3	24/22	43/28	46/22	42/35
Mittelwert Flügellänge (mm)	4,06	4,15	4,32	4,18	4,02
Standardabweichung (SD)	0,30	0,32	0,29	0,19	0,39
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	3,632				
Signifikanz (p)	0,008				
	(**)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	(keine Aufteilung möglich)				
<i>Gewicht</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	6/2	24/23	43/28	46/23	42/35
Mittelwert Gewicht (mg)	0,196	0,231	0,280	0,267	0,238
Standardabweichung (SD)	0,014	0,074	0,083	0,077	0,11
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	1,573				
Signifikanz (p)	0,187				
	(-)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	(keine Aufteilung möglich)				

<i>Synagapetus iridipennis</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
<i>Flügelänge</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	10/5	17/8	23/12	33/14	16/6
Mittelwert Flügelänge (mm)	5,25	5,20	5,05	4,82	5,11
Standardabweichung (SD)	0,32	0,42	0,42	0,27	0,37
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	2,109				
Signifikanz (p)	0,098				
	(-)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	2	1+2	1+2	1	1+2
<i>Gewicht</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	10/6	17/14	23/18	33/15	16/12
Mittelwert Gewicht (mg)	0,394	0,346	0,317	0,231	0,4
Standardabweichung (SD)	0,165	0,121	0,124	0,104	0,133
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	3,804				
Signifikanz (p)	0,008				
	(**)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	2	2	1+2	1	2

<i>Synagapetus moselyi</i>	6°C	9°C	12°C	15°C	6/12°C
<i>Flügelänge</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	28/16	27/24	37/22	28/14	28/18
Mittelwert Flügelänge (mm)	5,14	5,11	4,86	4,64	5,14
Standardabweichung (SD)	0,33	0,37	0,30	0,14	0,34
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	7,985				
Signifikanz (p)	<0,001				
	(***)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	3	3	2	1	3
<i>Gewicht</i>					
Anzahl geschlüpft/ vermessen (n)	28/8	27/23	37/17	28/14	28/18
Mittelwert Gewicht (mg)	0,326	0,302	0,236	0,241	0,329
Standardabweichung (SD)	0,136	0,085	0,065	0,044	0,119
Freiheitsgrade (dF)	4				
Prüfgröße F	3,750				
Signifikanz (p)	0,008				
	(**)				
Duncan: Gruppen (p=0,05)	2	1+2	1	1	2

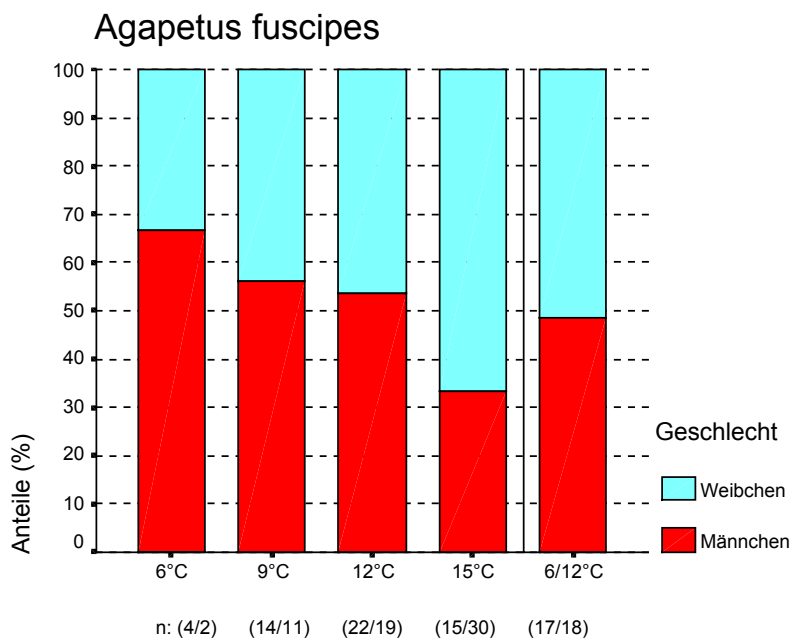
6.3.3.5 Das Geschlechterverhältnis

Vergleicht man den Anteil der Geschlechter in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur miteinander, so kann festgestellt werden, dass der Anteil an Männchen bei allen drei Arten mit zunehmender Hälterungstemperatur sinkt.

Für die Art *Agapetus fuscipes* liegt der Anteil an Männchen bei einer Hälterungstemperatur von 6°C bei 66%, bei 15°C nur noch bei 33%. Für *Synagapetus iridipennis* verschiebt sich der Anteil von 50% auf 40% und bei *Synagapetus moselyi* gar von 57% auf gerade einmal 26%.

Niedere Wassertemperaturen scheinen also einen erhöhten Schlupf von Männchen, hohe Temperaturen hingegen von Weibchen zu bewirken.

Durch Gewichtung mit der Anzahl geschlüpfter Tiere in Abhängigkeit vom Geschlecht lassen sich „mittlere Schlupftemperaturen“ für beide Geschlechter berechnen. Wie in Tabelle 62 dargestellt, sind diese mittleren Schlupftemperaturen bei allen drei Arten für die Männchen niedriger als für die Weibchen. Für *Agapetus fuscipes* ist dieses Ergebnis signifikant, für *Synagapetus moselyi* wird die Signifikanzgrenze knapp verfehlt, für *Synagapetus iridipennis* liegt keine Signifikanz vor.



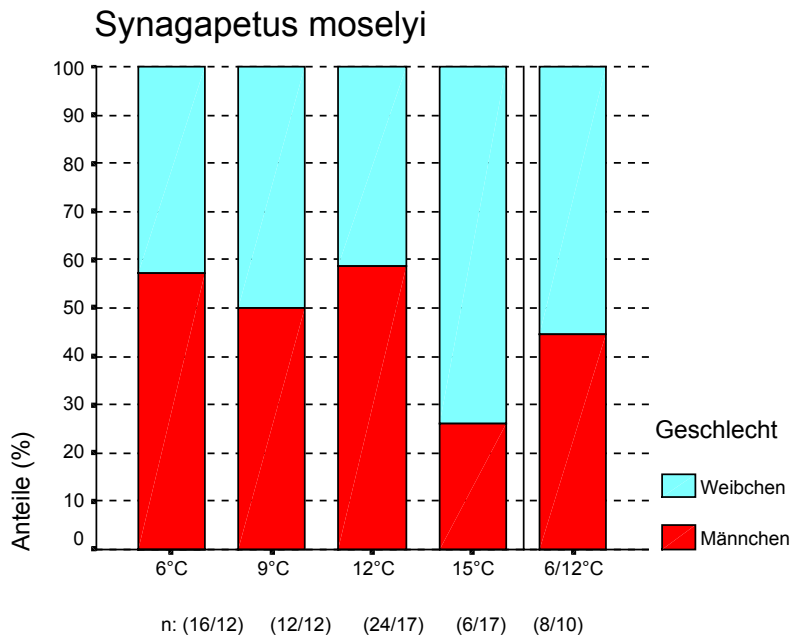
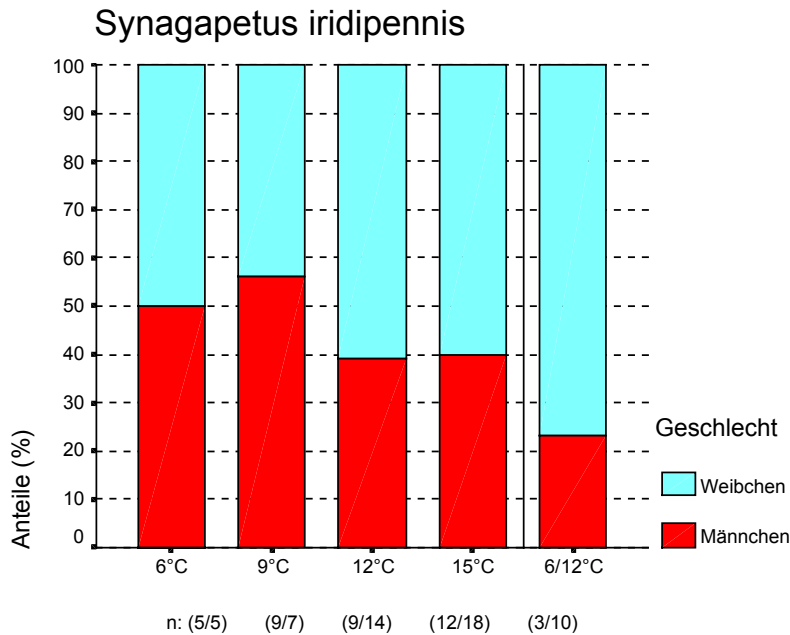


Abbildung 78: Dargestellt ist das Geschlechterverhältnis der im Labor geschlüpften Imagines in Abhängigkeit von der Wassertemperatur für die drei untersuchten Arten. Die Anzahl geschlüpfter Tiere (Männchen/Weibchen) ist unter den Balken angegeben.

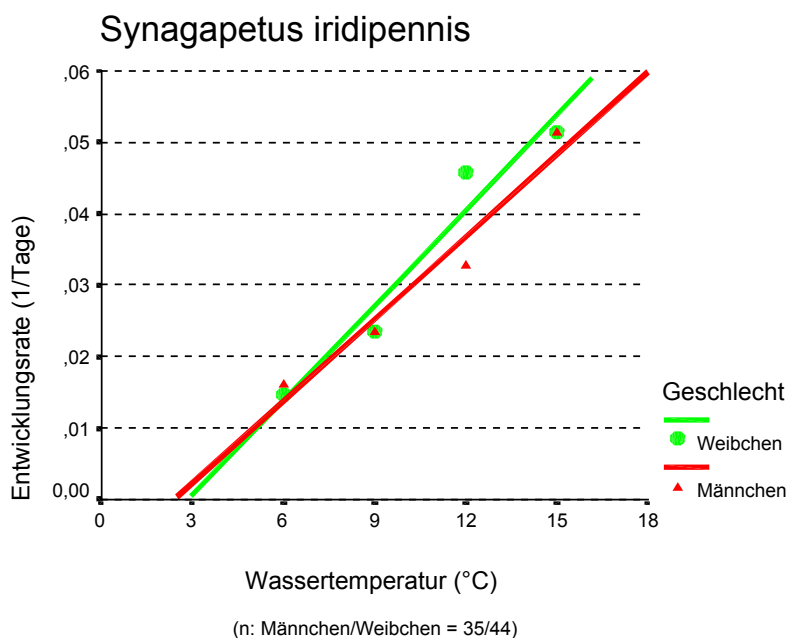
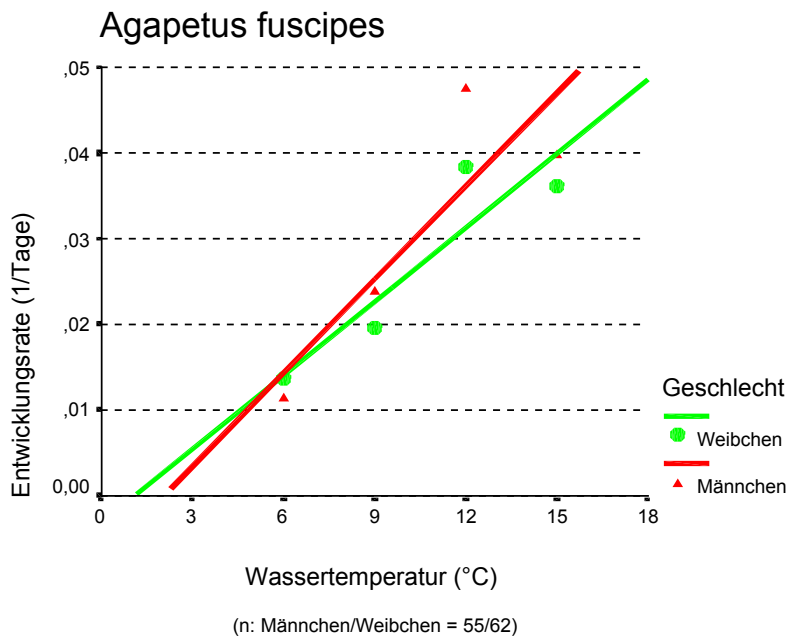
Die experimentellen Ergebnisse bestätigen die Befunde der Freilanduntersuchung (vgl. Kapitel 5.3.2.4), die für den Beginn der Schlupfphase einen erhöhten Anteil an Männchen belegen. Dieser nimmt zum Sommer hin stetig ab. Am Ende der Schlupfperiode dominieren dann die Weibchen in der Emergenz. Das Phänomen der unterschiedlichen Schlupfverläufe beider Geschlechter ist bereits für vorausgegangene Emergenzuntersuchungen beschrieben (Fischer 1995, siehe Anhang 1.6).

Neben dem unmittelbaren Einfluss der Wassertemperatur auf die Zusammensetzung der Emergenz könnte auch eine längere Entwicklungsdauer der Weibchen im Vergleich zu der der Männchen zu unterschiedlichen Schlupfverläufen führen.

Auch diese Möglichkeit soll im Folgenden überprüft werden. Zu diesem Zweck werden die Entwicklungsraten für die Arten in Abhängigkeit vom Geschlecht errechnet

(vgl. hierzu auch die nachfolgenden Grafiken). Für die drei Arten ergibt sich dabei ein uneinheitliches Bild. Bei *Agapetus fuscipes* besitzen die Männchen bei höheren Temperaturen höhere Entwicklungsraten, bei beiden *Synagapetus*-Arten hingegen die Weibchen.

Aufgrund dieser Befunde lassen sich Unterschiede in der Entwicklungsrate zwischen den Geschlechtern als Erklärung für das frühere Auftreten von Männchen für beide *Synagapetus*-Arten ausschließen.



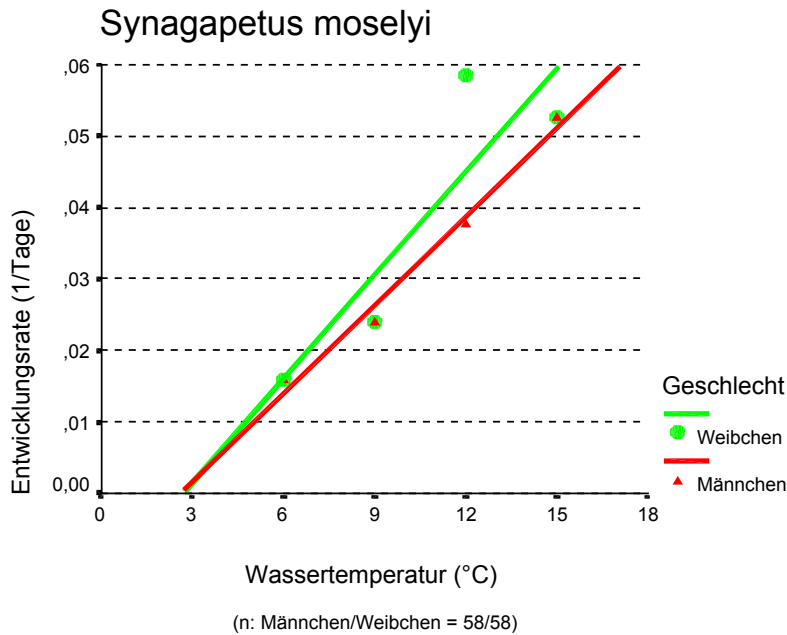


Abbildung 79: Dargestellt sind die Entwicklungsraten für die drei untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Wassertemperatur und dem Geschlecht. Zur Berechnung wird jeweils der reziproke Wert des Medians der Dauer der Puppenphase verwendet.

Tabelle 62: Vergleich des Geschlechterverhältnisses für die untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Hälterungstemperatur (Wechseltemperatur 6/12°C nicht berücksichtigt). (U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov); Entwicklungsrate: Einfache lineare Regression mit Formel: $y = b_1 \cdot x + b_0$;

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
Geschlecht	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Individuenzahl geschlüpft (n)	55	62	35	44	58	58
Mittlere Schlupftemperatur (°C)	11,62	12,72	11,40	12,07	10,03	11,02
Mittlerer Rang	51,80	65,39	37,43	42,05	53,45	63,55
Z-Wert	-2,292		-0,931		-1,682	
Signifikanz (p)	0,022		0,352		0,093	
	(*)		(-)		(-)	
Regressionsgerade für Entwicklungsrate: $y =$	$0,0036 \cdot x - 0,0075$	$0,0029 \cdot x - 0,0031$	$0,0038 \cdot x - 0,0093$	$0,0044 \cdot x - 0,0127$	$0,0041 \cdot x - 0,0109$	$0,0048 \cdot x - 0,0130$
Entwicklungsnullpunkt (°C)	2,08	1,07	2,45	2,89	2,66	2,71
R-Quadrat:	0,754	0,833	0,950	0,950	0,983	0,793
Prüfgröße F:	6,11	9,99	38,22	37,99	115,54	7,67
Signifikanz (p)	0,132	0,087	0,025	0,025	0,009	0,109
	(-)	(-)	(*)	(*)	(**)	(-)

6.3.4 Untersuchungen zur Dauer der Imaginalphase

In einem ersten Auswertungsschritt soll die mittlere Dauer der Imaginalphase in Abhängigkeit vom Geschlecht untersucht werden. Abbildung 80 sowie Tabelle 63 und Tabelle 64 fassen die Ergebnisse zusammen. Die für die drei Arten ermittelte Dauer der Imaginalphasen sind sehr ähnlich. Während *Agapetus fuscipes* im Mittel ein Alter von 10,34 Tagen erreicht, liegt dieses für *Synagapetus iridipennis* bei 11,98 und für *Synagapetus moselyi* bei 8,77 Tagen. Nur ganz wenige Tiere werden älter als 20 Tage, im Maximum werden 37 Tage von 2 Imagines der Art *Synagapetus iridipennis* und 35 Tage von einer Imago der Art *Agapetus fuscipes* erreicht.

Die festgestellten geringen Unterschiede zwischen den Arten sind nicht signifikant. Gleiches gilt für die beiden Geschlechter. Hier können die größten Unterschiede für *Synagapetus iridipennis* und *Agapetus fuscipes* mit gerade einmal etwas mehr als einem Tag festgestellt werden.

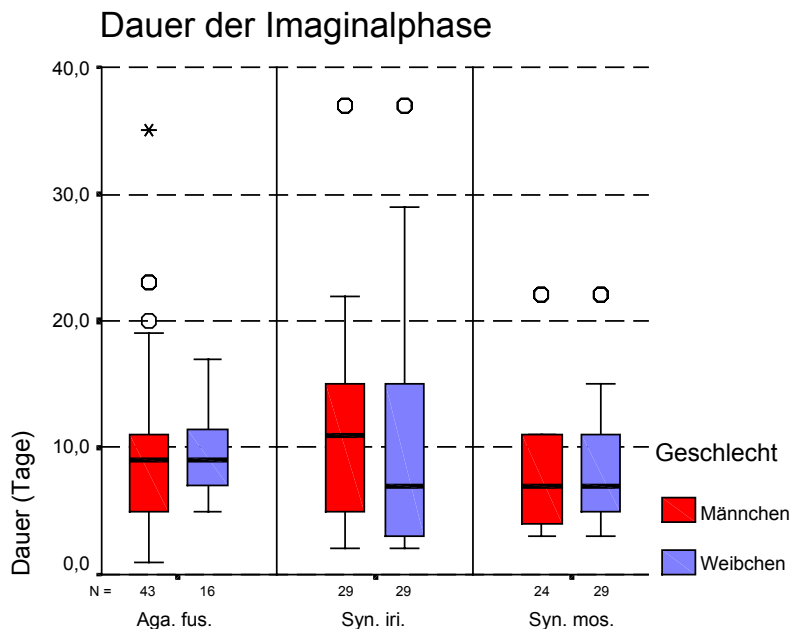


Abbildung 80: Dauer der Imaginalphase der im Labor gehälterten Tiere in Abhängigkeit vom Geschlecht. Es werden alle Tiere unabhängig vom Nahrungsangebot berücksichtigt.

Tabelle 63: Dauer der Imaginalphase.

(H-Test nach Kruskal und Wallis; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl gehälterter Tiere (n)	59	58	53
Mittlere Dauer (Tage)	10,34	11,98	8,77
Mittlerer Rang	90,47	87,68	77,58
Chi-Quadrat	2,116		
Freiheitsgrade (df)	2		
Signifikanz (p)	0,347		
	(-)		

Tabelle 64: Vergleich der Dauer der Imaginalphasen zwischen den Geschlechtern.
(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
<i>Geschlecht</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>	<i>Männchen</i>	<i>Weibchen</i>
Anzahl gehälterter Tiere (n)	43	16	29	29	24	29
Mittlere Dauer (Tage)	10,63	9,56	12,52	11,45	8,88	8,69
Mittlerer Rang	29,43	31,53	31,17	27,83	27,38	26,69
Z-Wert	-0,421		-0,760		-0,164	
Signifikanz (p)	0,674		0,447		0,869	
	(-)		(-)		(-)	

Deutlich sind hingegen die Unterschiede in der Dauer der Imaginalphase unter Berücksichtigung des Nahrungsangebotes (Abbildung 81 und Tabelle 65). Bei allen drei Arten kann eine deutliche Verlängerung der Lebensdauer durch Fütterung mit Honigwasserlösung erzielt werden. Diese Verlängerung beträgt für *Agapetus fuscipes* etwa 6,5 Tage, für *Synagapetus iridipennis* etwa 13,5 Tage und für *Synagapetus moselyi* etwa 5,5 Tage. In allen drei Fällen erreichen die Unterschiede höchstes Signifikanzniveau.

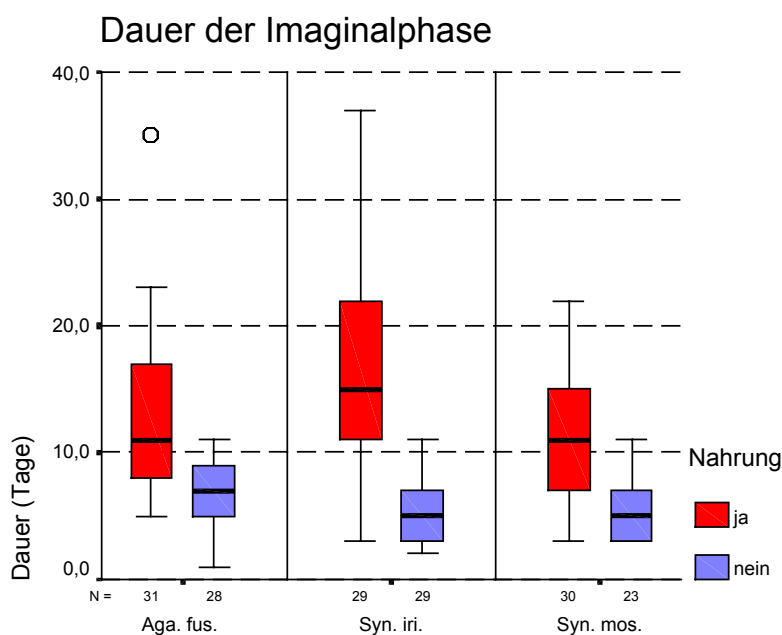


Abbildung 81: Dauer der Imaginalphase in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot.

Tabelle 65: Vergleich der Lebensdauer in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot.
(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
Nahrung	ja	nein	ja	nein	ja	nein
Anzahl gehälterter Tiere (n)	31	28	29	29	30	23
Mittlere Dauer (Tage)	13,42	6,93	18,72	5,24	11,2	5,61
Mittlerer Rang	38,35	20,75	41,45	17,55	33,52	18,5
Z-Wert	-3,959		-5,433		-3,586	
Signifikanz (p)	<0,001		<0,001		<0,001	
	(***)		(***)		(***)	

Im Gelände kann festgestellt werden, dass ein Teil der Imagines aller drei Arten von Milben befallen ist. Zum Teil können mehrere Milben pro Imago entdeckt werden. Da auch unter den gehälterten Imagines ein nicht unbeträchtlicher Anteil an Tieren von Milben befallen ist, wird eine zusätzliche Auswertung zur Auswirkung des Befalls durchgeführt. Bei den Milben handelt es sich um Vertreter der Wassermilbenfamilie Hydrophantidae Piersig, 1896. Für die Determination sei an dieser Stelle Herrn Dr. Peter Martin herzlich gedankt. Da insgesamt 26 von 170 gehälterten Tieren von Milben befallen sind, kann die Auswertung nur über die Gesamtgruppe gehälterter Tiere und nicht nach Art getrennt durchgeführt werden. Danach wird im Mittel die Lebensdauer von 11,16 auf 6,27 Tage durch Milbenbefall verkürzt. Dieser Unterschied kann als sehr signifikant bezeichnet werden.

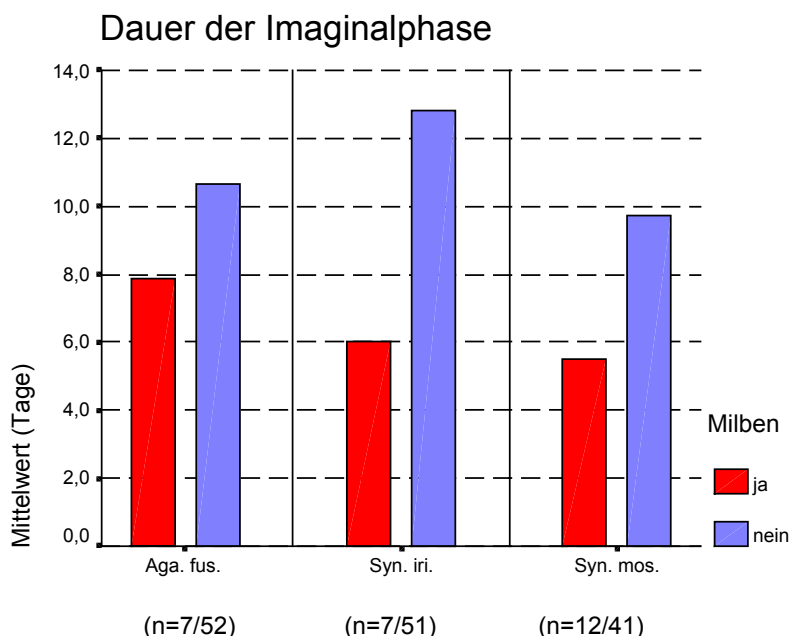


Abbildung 82: Mittlere Dauer der Imaginalphase in Abhängigkeit vom Milbenbefall. Es werden alle Tiere unabhängig vom Nahrungsangebot und Geschlecht berücksichtigt.

Tabelle 66: Vergleich der mittleren Dauer der Imaginalphase in Abhängigkeit vom Milbenbefall (keine Auswertung auf Artniveau, da Individuenzahl befallener Tiere zu klein).
(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Milbenbefall	ja	nein
Anzahl gehälterter Tiere (n)	26	144
Mittlere Dauer (Tage)	6,27	11,16
Mittlerer Rang	1521	13014
Z-Wert	-3,062	
Signifikanz (p)	0,002	
	(**)	

6.3.5 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase

6.3.5.1 Der Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer

Die beiden nachfolgenden Grafiken stellen die Ergebnisse zur Austrocknungstoleranz im Puppenstadium dar. Tabelle 67 bis Tabelle 69 fassen die Ergebnisse für die drei Arten zusammen. Alle drei Arten tolerieren Austrocknung im Puppenstadium. Dabei erreicht *Agapetus fuscipes* sowohl nach zweitägiger als auch nach zweiwöchiger Austrocknung mit 82 bzw. 62% die höchsten Schlupfraten bei den untersuchten Arten. Auch die Austrocknung während der eigentlichen Puppenphase (nach zweiwöchiger Puppenphase) erträgt die Art mit 80% bei zweitägiger bzw. 52 % bei zweiwöchiger Austrocknung vergleichsweise gut.

Ebenfalls gut wird die Austrocknung von *Synagapetus moselyi* toleriert. Diese Art erreicht mit 68% Schlupferfolg der Kontrollgruppe (keiner Austrocknung unterzogen) einen vergleichsweise niedrigen Wert. Dieser niedrige Wert bestätigt die ebenfalls niedrigen Schlupfraten bei der Untersuchung zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung (vgl. Kapitel 6.3.3.1). Bei zweitägiger bzw. zweiwöchiger Austrocknung liegen die Schlupferfolge zwischen 72 und 48%. Bei Austrocknung während der Puppenphase werden immerhin noch 48 bzw. 50% Schlupferfolg erzielt.

Am schlechtesten toleriert die Art *Synagapetus iridipennis* Austrocknungsereignisse während der Puppenphase. Erreicht die Kontrollgruppe bei dieser Art einen Schlupferfolg von 96%, so sinkt dieser nach 2 Tagen Austrocknung bereits auf 72, nach zweiwöchiger Austrocknung gar auf 46%. Noch ungünstiger wirkt sich die Austrocknung während der Puppenphase aus. So erreicht die Gruppe der zwei Tage trockengefallenen Tiere nur 52%, jene der zweiwöchig trockengefallenen Tiere nur 34% Schlupferfolg.

Die Unterschiede im Schlupferfolg können für *Agapetus fuscipes* bei der nach Festheftung stattfindenden Austrocknung als nicht signifikant, bei der nach vorheriger zweiwöchiger Puppenphase als signifikant bezeichnet werden. Die geringen Auswirkungen von Austrocknungsereignissen im Schlupferfolg von *Synagapetus moselyi* drücken sich auch in der deutlich verfehlten Signifikanzgrenze aus. Hingegen sind die Unterschiede im Schlupferfolg von *Synagapetus iridipennis* als sehr deutlich zu bezeichnen. Dies lässt sich durch Erreichen des höchsten Signifikanzniveaus bei Austrocknung nach zweiwöchiger Puppenphase belegen.

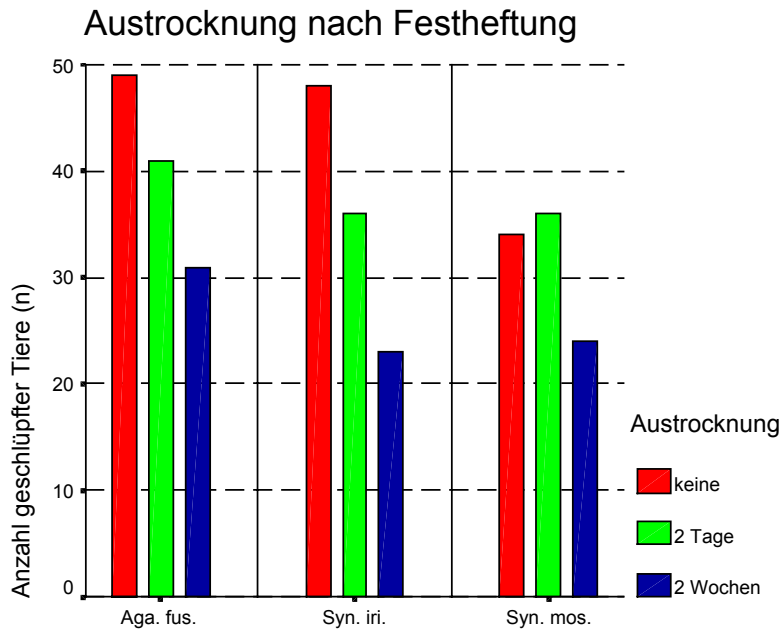


Abbildung 83: Schlupferfolg der untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Dauer der Austrocknung. Das Austrocknungsereignis wird unmittelbar nach Festheftung der Larven eingeleitet. Die Hälterung erfolgt bei 10°C Luft - und Wassertemperatur.

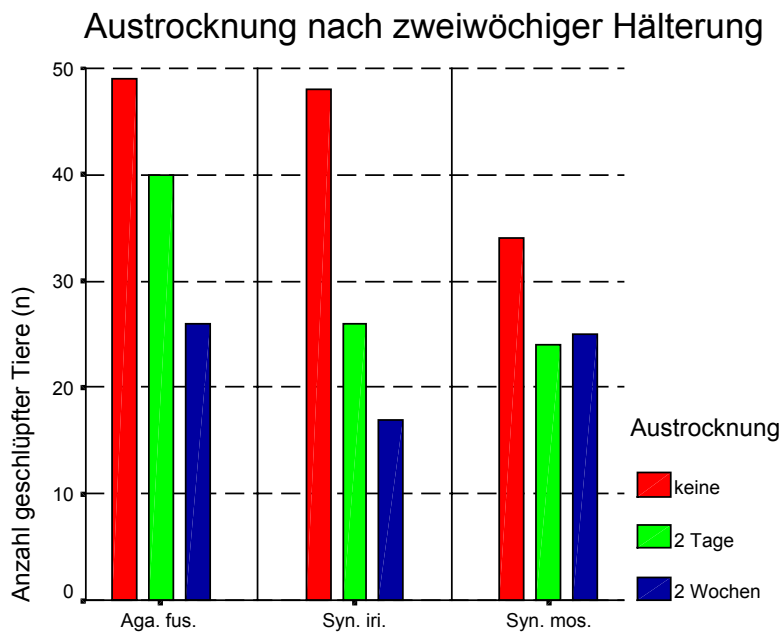


Abbildung 84: Schlupferfolg der untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Dauer der Austrocknung. Das Austrocknungsereignis wird zwei Wochen nach Festheftung der Larven eingeleitet. Die Hälterung erfolgt bei 10°C Luft - und Wassertemperatur.

Tabelle 67: Schlupferfolg von *Agapetus fuscipes* in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer.
(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

	<i>unmittelbar nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	49	41	31
Schlupferfolg (%)	98	82	62
Erwartete Anzahl (n)	40,3	40,3	40,3
Standardisiertes Residuum	1,37	0,11	-1,46
Chi-Quadrat	4,033		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,133		
	(-)		
	<i>zwei Wochen nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	s.o.	40	26
Schlupferfolg (%)	s.o.	80	52
Erwartete Anzahl (n)	38,3	38,3	38,3
Standardisiertes Residuum	1,73	0,27	-1,99
Chi-Quadrat	7,01		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,03		
	(*)		

Tabelle 68: Schlupferfolg von *Synagapetus iridipennis* in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer.
(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

	<i>unmittelbar nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	48	36	23
Schlupferfolg (%)	96	72	46
Erwartete Anzahl (n)	35,7	35,7	35,7
Standardisiertes Residuum	2,06	0,05	-2,13
Chi-Quadrat	8,766		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,012		
	(*)		
	<i>zwei Wochen nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	s.o.	26	17
Schlupferfolg (%)	s.o.	52	34
Erwartete Anzahl (n)	30,3	30,3	30,3
Standardisiertes Residuum	3,22	-0,78	-2,41
Chi-Quadrat	16,769		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,000		
	(***)		

Tabelle 69: Schlupferfolg von *Synagapetus moselyi* in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer.

(Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen)

	<i>unmittelbar nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	34	36	24
Schlupferfolg (%)	68	72	48
Erwartete Anzahl (n)	31,3	31,3	31,3
Standardisiertes Residuum	0,48	0,84	-1,30
Chi-Quadrat	2,638		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,267		
	(-)		
	<i>zwei Wochen nach Festheftung</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>Keine</i>	<i>2 Tage</i>	<i>2 Wochen</i>
Individuenzahl geschl. (n)	s.o.	24	25
Schlupferfolg (%)	s.o.	48	50
Erwartete Anzahl (n)	27,7	27,7	27,7
Standardisiertes Residuum	1,20	-0,70	-0,51
Chi-Quadrat	2,193		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,334		
	(-)		

6.3.5.2 Der Schlupferfolg in Abhängigkeit vom Austrocknungszeitpunkt

Im nachfolgenden Auswertungsschritt werden die Befunde aus den Versuchsbedingungen „zweitägige...“ und „zweiwöchige Austrocknungsdauer“ zusammengefasst. Dies lässt eine gezielte Betrachtung des Schlupferfolges in Abhängigkeit vom Austrocknungszeitpunkt zu. Bei allen drei Arten zeigt sich, dass unmittelbar nach der Festheftung eintretende Austrocknung deutlich besser toleriert wird als Austrocknung, die während der Puppenphase beginnt. Die höchsten Mortalitätsraten erreicht auch hier wieder *Synagapetus iridipennis*, was auch die statistische Auswertung (Tabelle 70) belegt.

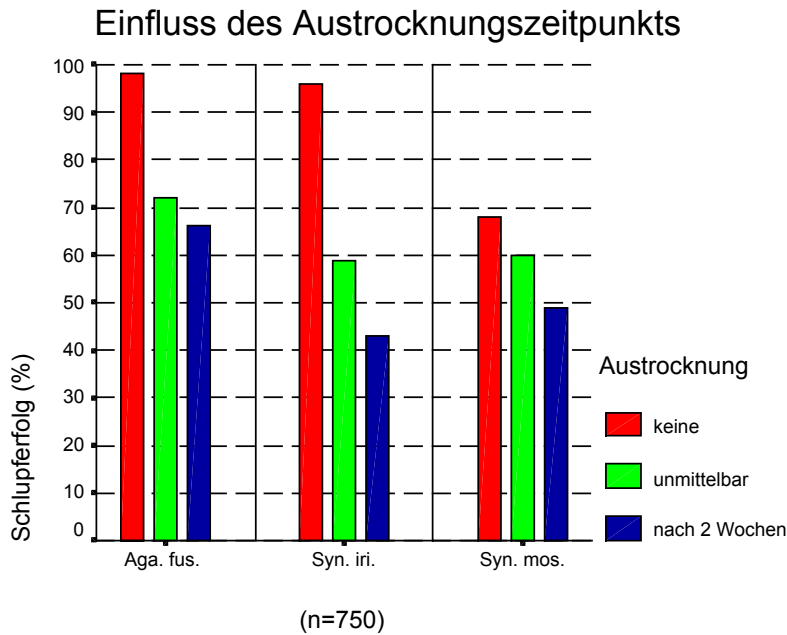


Abbildung 85: Schlupferfolg der untersuchten Arten in Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Einsetzens der Austrocknung. Im Fall „unmittelbar“ erfolgt die Trockenphase bereits unmittelbar nach Festheftung der Larven, im Fall „nach zwei Wochen“ findet zuvor eine zweiwöchige Hälterung nach der Festheftung der Larven statt. Die Hälterung erfolgt bei 10°C Luft - und Wassertemperatur.

Tabelle 70: Schlupferfolg der Arten in Abhängigkeit vom Austrocknungszeitpunkt. (Chi-Quadrat Einzeltest unter Berücksichtigung der standardisierten Residuen).

	<i>Agapetus fuscipes</i>		
	<i>keine</i>	<i>unmittelbar</i>	<i>nach 2 Wochen</i>
<i>Austrocknung:</i>			
Individuenzahl gesamt (n)	50	100	100
Individuenzahl geschl. (n)	49	72	66
Schlupferfolg (%)	98	72	66
Erwartete Anzahl (n)	37,4	74,8	74,8
Standardisiertes Residuum	1,90	-0,32	-1,02
Chi-Quadrat	4,738		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,094		
	(-)		

	<i>Synagapetus iridipennis</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>unmittelbar</i>	<i>nach 2 Wochen</i>
Individuenzahl gesamt (n)	50	100	100
Individuenzahl geschl. (n)	48	59	43
Schlupferfolg (%)	96	59	43
Erwartete Anzahl (n)	30	60	60
Standardisiertes Residuum	3,29	-0,13	-2,19
Chi-Quadrat	15,633		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,000		
	(***)		
	<i>Synagapetus moselyi</i>		
<i>Austrocknungsdauer:</i>	<i>keine</i>	<i>unmittelbar</i>	<i>nach 2 Wochen</i>
Individuenzahl gesamt (n)	50	100	100
Individuenzahl geschl. (n)	34	60	49
Schlupferfolg (%)	68	60	49
Erwartete Anzahl (n)	28,6	57,2	57,2
Standardisiertes Residuum	1,01	0,37	-1,08
Chi-Quadrat	2,332		
Freiheitsgrade (dF)	2		
Signifikanz (p)	0,312		
	(-)		

6.3.5.3 Die Dauer der Puppenphase in Abhängigkeit von der Austrocknung

Eine Betrachtung der Dauer der Puppenphase der Kontrollgruppen (keine Austrocknung) bestätigt die in Kapitel 6.3.3.2 festgestellte hohe Ähnlichkeit zwischen den Arten. Während *Agapetus fuscipes* bei 10°C Hälterungstemperatur eine mittlere Verpuppungszeit von 28,02 Tagen zwischen Festheftung und Schlupf benötigt, liegt diese für *Synagapetus iridipennis* bei 27,58, für *Synagapetus moselyi* bei 27,76 Tagen. Zwischen den Arten sind somit keine signifikanten Unterschiede feststellbar.

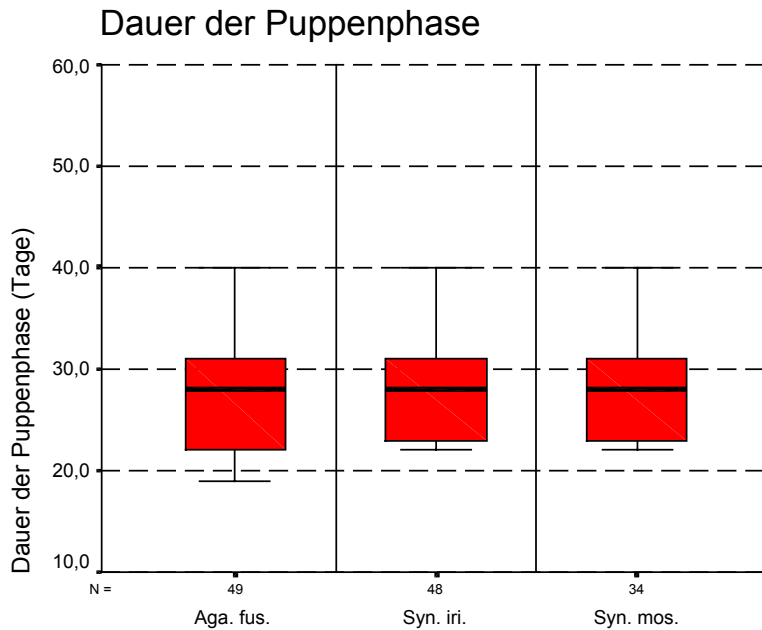


Abbildung 86: Dauer der Puppenphase der untersuchten Arten bei 10°C Hälterungstemperatur. Die Tiere werden keiner Austrocknung ausgesetzt.

Tabelle 71: Dauer der Puppenphase der untersuchten Arten bei einer Hälterungstemperatur von 10°C.

(Einfaktorielle Varianzanalyse; Test auf Homogenität der Varianzen: Levene-Test)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	49	48	34
Mittelwert (M)	28,02	27,58	27,76
Standardabweichung (SD)	6,77	4,86	5,15
Freiheitsgrade (df)	2		
Prüfgröße F	0,071		
Signifikanz (p)	0,931		
	(-)		

Wie wird nun die mittlere Dauer der Puppenphase durch Austrocknungsereignisse beeinflusst? Während bei zweitägiger Austrocknungsdauer eine leichte Erhöhung der mittleren Dauer der Puppenphase für *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* sowie eine leichte Abnahme für *Synagapetus moselyi* zu verzeichnen ist, verringert sich die mittlere Dauer der Puppenphase bei zweiwöchiger Austrocknung bei allen drei Arten deutlich. Dabei handelt es sich für *Agapetus fuscipes* um eine Reduzierung von 2,8, für *Synagapetus iridipennis* um 4,25 und für *Synagapetus moselyi* um 4,75 Tage im Mittel. Die Unterschiede in der Dauer der Puppenphase sind für alle drei Arten signifikant.

Durch die Austrocknung findet darüber hinaus eine Desynchronisation des Imaginalschlupfes bei allen drei Arten statt. So steigt die Standardabweichung (vgl. hierzu Tabelle 72) für *Agapetus fuscipes* von 6,77 bei der Kontrolle auf 7,7 bei zweiwöchiger Austrocknung, für *Synagapetus iridipennis* von 4,86 auf 8,19 und für *Synagapetus moselyi* von 5,15 auf 8,33.

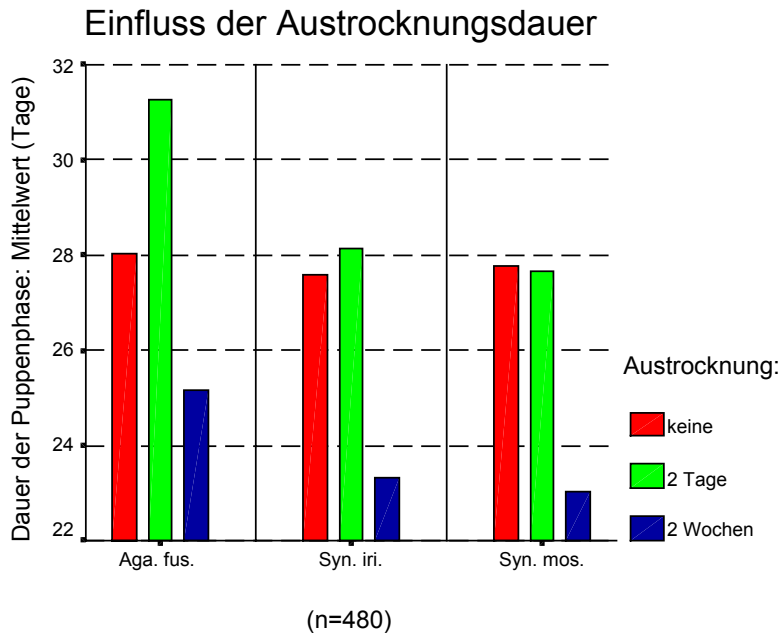


Abbildung 87: Mittlere Dauer der Puppenphase der untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Dauer der Austrocknung. Die Hälterung erfolgt bei 10°C Luft - und Wassertemperatur. Berücksichtigung finden alle geschlüpften Tiere unabhängig vom Zeitpunkt des Trockenfallens.

Tabelle 72: Dauer der Puppenphase der untersuchten Arten in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer.

(Einfaktorielle Varianzanalyse; Test auf Homogenität der Varianzen: Levene-Test; A posteriori-Test: Duncan-Test)

Austrocknungsdauer:	keine	2 Tage	2 Wochen
<i>Agapetus fuscipes</i>			
Anzahl gesamt (n)	50	100	100
Anzahl geschlüpft (n)	49	81	57
Mittelwert (M)	28,02	31,25	25,18
Minimum (Tage)	19	22	19
Maximum (Tage)	53	53	59
Differenz (Tage)	34	31	40
Standardabweichung (SD)	6,77	7,56	7,7
Freiheitsgrade (df)	2		
Prüfgröße F	11,42		
Signifikanz (p)	0,000		
	(***)		
Duncan: Signifikanz (p)	< 0.05 (zwischen allen 3 Gruppen)		

Synagapetus iridipennis			
Anzahl geschlüpft (n)	48	62	40
Mittelwert (M)	27,58	28,13	23,33
Minimum (Tage)	22	20	15
Maximum (Tage)	40	46	46
Differenz (Tage)	18	26	31
Standardabweichung (SD)	4,86	7,18	8,19
Freiheitsgrade (df)	2		
Prüfgröße F	6,622		
Signifikanz (p)	0,002		
	(**)		
Duncan: Signifikanz (p)	0,695		1,000
	< 0,05 (zwischen den beiden Gruppen)		
Synagapetus moselyi			
Anzahl geschlüpft (n)	34	60	49
Mittelwert (M)	27,76	27,67	23,02
Minimum (Tage)	22	20	15
Maximum (Tage)	40	46	46
Differenz (Tage)	18	26	31
Standardabweichung (SD)	5,15	7,06	8,33
Freiheitsgrade (df)	2		
Prüfgröße F	6,919		
Signifikanz (p)	0,001		
	(***)		
Duncan: Signifikanz (p)	0,948		1,000
	< 0,05 (zwischen den beiden Gruppen)		

6.3.5.4 Die Bedeutung des Puppengehäuses für den Schlupferfolg

In einem Zusatzexperiment wird die Bedeutung des Puppengehäuses für den Schlupferfolg bei Austrocknung getestet. Hierzu wird der Kokon mit Puppe bei jeweils 40 Tieren pro Art aus dem Puppengehäuse herauspräpariert. Eine Hälfte der Tiere wird einer einwöchigen Austrocknungsprozedur unterworfen, die andere wieder unmittelbar ins Wasser überführt.

Es zeigt sich, dass Puppen ohne Gehäuse bei vorhandenem Wasser durchaus zum Schlupf kommen können. Während der Schlupferfolg für *Agapetus fuscipes* bei 50% liegt, erreicht *Synagapetus iridipennis* gar 80% und *Synagapetus moselyi* sogar 100%. Austrocknung können Puppen ohne Gehäuse jedoch praktisch nicht tolerieren. Nach einwöchiger Austrocknung schlüpfen von *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* 5%, was bei 20 Tieren pro Versuchsgruppe einem Tier pro Gruppe entspricht. Von *Synagapetus iridipennis* schlüpft überhaupt kein Tier.

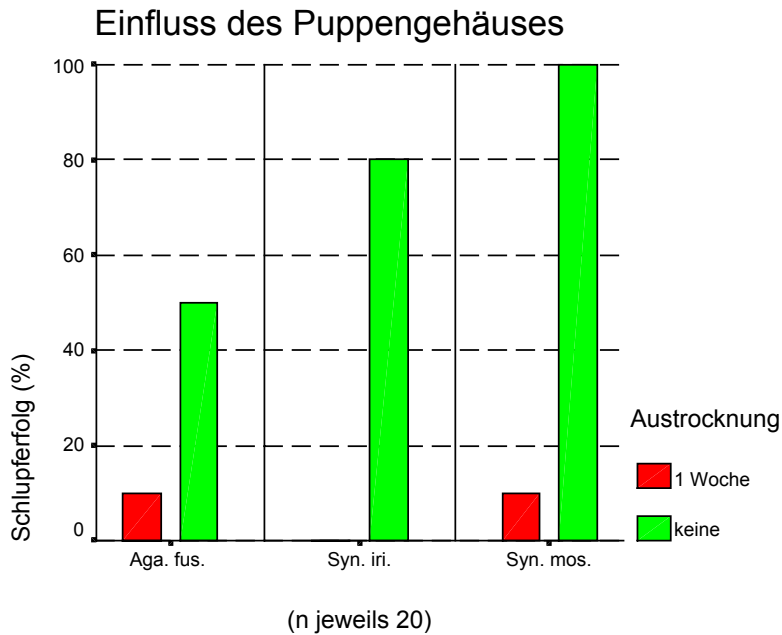


Abbildung 88: Bedeutung des Puppengehäuses für den Schlupferfolg bei Austrocknung. Es werden jeweils 20 Tiere pro Gruppe unter 10°C Luft- und Wassertemperatur gehalten.

Tabelle 73: Bedeutung des Puppengehäuses für den Schlupferfolg der Arten in Abhängigkeit von der Austrocknung.
(Chi-Quadrat Einzeltest).

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
	keine	1 Woche	keine	1 Woche	keine	1 Woche
Individuenzahl gesamt (n)	20	20	20	20	20	20
Individuenzahl geschlüpft (n)	10	2	16	0	20	2
Schlupferfolg (%)	50	10	80	0	100	10
Chi-Quadrat	5,333		10,667		14,727	
Signifikanz (p)	0,021		0,001		< 0,001	
	(*)		(***)		(***)	

6.3.5.5 Die Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg

In einem weiteren Experiment wird die Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg getestet. Es zeigt sich, dass jene Gruppen, die nach der Austrocknung im Austrocknungsbehälter verbleiben, höhere Schlupfraten erzielen als jene, die nach zweiwöchiger Austrocknung wieder ins Wasser überführt werden. Dabei ist der Schlupferfolg für *Agapetus fuscipes* um 8%, für *Synagapetus iridipennis* um 12% und für *Synagapetus moselyi* gar um 22% höher. Wasser ist also für einen erfolgreichen Imaginalschlupf keinesfalls Bedingung.

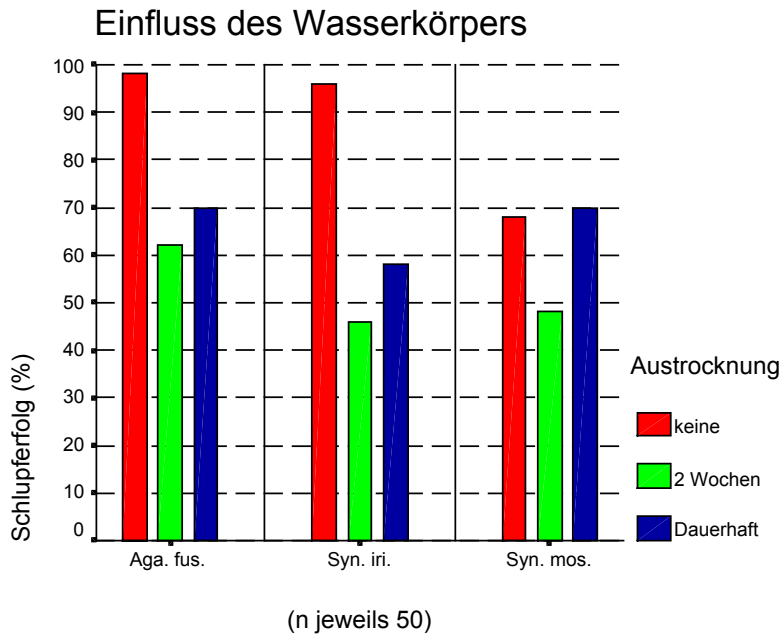


Abbildung 89: Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg der untersuchten Arten. Es werden jeweils 50 Tiere pro Gruppe unter 10°C Luft- und Wassertemperatur gehalten.

Tabelle 74: Bedeutung des Wasserkörpers für den Schlupferfolg.
(Chi-Quadrat Einzeltest)

Art	Agapetus fuscipes			Synagapetus iridipennis			Synagapetus moselyi		
Austrocknung	keine	2 Wochen	dauerhaft	keine	2 Wochen	dauerhaft	keine	2 Wochen	dauerhaft
Individuenzahl gesamt (n)	50	50	50	50	50	50	50	50	50
Individuenzahl geschlüpft (n)	49	31	35	48	23	29	34	24	35
Schlupferfolg (%)	98	62	70	96	46	58	68	48	70
Chi-Quadrat	4,661			10,220			2,387		
Signifikanz (p)	0,097			0,006			0,303		
	(-)			(**)			(-)		

6.3.5.6 Der Einfluss der Luftfeuchte auf die Mortalität

Niedrigere relative Luftfeuchten als 100% werden in den Experimenten von keiner der untersuchten Arten toleriert. Eine Reduktion der Luftfeuchte auf 80% oder darunter wird von allen drei Arten mit Mortalitätsraten von 100% beantwortet. Aufgrund der kleinen Versuchsgruppen kann kein signifikanter Unterschied im Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Luftfeuchte während der Austrocknungsphase festgestellt werden (Tabelle 75).

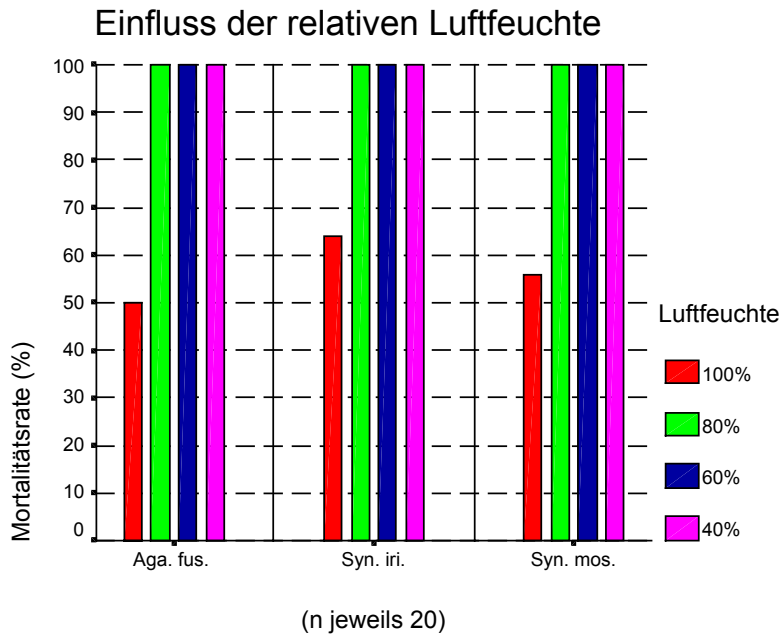


Abbildung 90: Einfluss der rel. Luftfeuchtigkeit während Austrocknungsereignissen auf die Mortalitätsrate. Es werden jeweils 20 Tiere pro Gruppe bei 10°C Luft - und Wassertemperatur gehältert. Die Austrocknungsdauer beträgt eine Woche.

Tabelle 75: Einfluss der Luftfeuchtigkeit während der Austrocknung auf den Schlupferfolg frisch verpuppter Larven.
(Chi-Quadrat Einzeltest)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>				<i>Synagapetus iridipennis</i>				<i>Synagapetus moselyi</i>			
Rel. Luftfeuchte (%)	100	80	60	40	100	80	60	40	100	80	60	40
Individuenzahl gesamt (n)	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Individuenzahl gestorben (n)	10	20	20	20	13	20	20	20	11	20	20	20
Mortalitätsrate (%)	50	100	100	100	65	100	100	100	55	100	100	100
Chi-Quadrat	4,286				2,014				3,423			
Signifikanz (p)	0,232				0,570				0,331			
	(-)				(-)				(-)			

6.3.6 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase

6.3.6.1 Der Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer

In einem ersten Auswertungsschritt soll der mittlere Schlupferfolg in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer betrachtet werden (Abbildung 91 sowie Tabelle 76). Es lassen sich hierbei deutliche Unterschiede zwischen *Agapetus fuscipes* und den beiden *Synagapetus*-Arten feststellen.

Für die Art *Agapetus fuscipes* liegt der mittlere Schlupferfolg der nicht trockengefallenen Kontrollgruppe bei 9,1 Larven pro Gelege. Bei Austrocknung schlüpfen nur unter einer einzigen Versuchsbedingung Larven. Dabei handelt es sich um durchschnittlich 0,83 Individuen pro Gelege, die nach einer Austrocknungsdauer von 42 Tagen

schlüpfen. Weder aus den Gelegen, die 21 Tage trockenliegen, noch aus denen, die 84 Tage trockenliegen, schlüpfen weitere Larven.

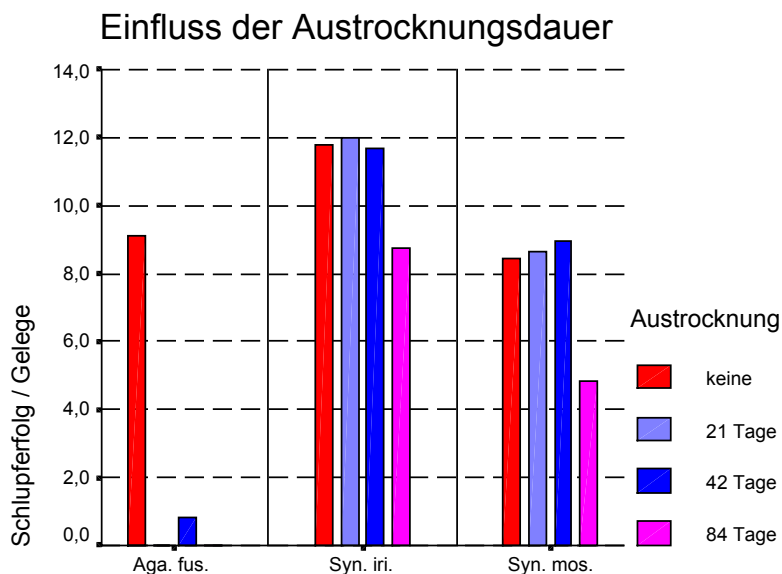
Ganz anders der Schlupferfolg bei beiden *Synagapetus*-Arten. Sowohl bei *Synagapetus iridipennis* also auch bei *Synagapetus moselyi* findet bei mittleren Austrocknungsdauern gar eine leichte Erhöhung der Schlupfraten statt.

Bei *Synagapetus iridipennis* liegt der mittlere Schlupferfolg der Kontrollgruppe bei 11,78 Larven pro Gelege. Durch 21-tägige Austrocknung steigt dieser Schlupferfolg auf 11,97 und fällt schließlich bei 42-tägiger Austrocknung wieder auf 11,68 Larven. Lediglich bei langen Austrocknungsdauern von 84 Tagen sinkt der Schlupferfolg dann deutlich auf 8,74 Larven pro Gelege.

Synagapetus moselyi zeigt eine ähnliche Tendenz. Hier steigt der Schlupferfolg zunächst von 8,45 über 8,63 auf 8,95 Larven pro Gelege an, um bei langer Austrocknung von 84 Tagen auf 4,86 Larven pro Gelege zu sinken.

Es sind die geringeren Schlupfraten von *Synagapetus moselyi* im Vergleich zu *Synagapetus iridipennis* zu beachten.

Während die Unterschiede der Schlupfraten in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer für *Agapetus fuscipes* als höchst signifikant einzustufen sind, verfehlen diese für *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi* die Signifikanzgrenze deutlich, was den ähnlichen Schlupferfolg bei unterschiedlichen Austrocknungsdauern bei diesen Arten bestätigt.



(n: jeweils 20 Gelege pro Bedingung und Art)

Abbildung 91: Durchschnittliche Anzahl geschlüpfter Larven pro Gelege in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer. Pro Art und Austrocknungsdauer werden jeweils 20 Gelege untersucht.

Tabelle 76: Auswirkung der Austrocknungsdauer auf die Anzahl geschlüpfter Larven pro Gelege.

(H-Test nach Kruskal und Wallis; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>				<i>Synagapetus iridipennis</i>				<i>Synagapetus moselyi</i>			
Austrocknung (Tage)	0	21	42	84	0	21	42	84	0	21	42	84
Anzahl der Gelege (n)	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Mittelwert geschl. Individuen (M)	9,1	0	0,83	0	11,78	11,97	11,68	8,78	8,45	8,63	8,95	4,86
Standardabweichung (SD)	4,73	0	1,02	0	4,91	6,38	5,69	4,55	6,72	9,79	6,05	3,53
Mittlerer Rang	68,63	24,50	44,38	24,50	44,75	42,03	45,50	29,73	44,08	40,75	46,40	30,77
Chi-Quadrat	62,30				6,002				5,306			
Freiheitsgrade (df)	3				3				3			
Signifikanz (p)	<0,001				0,112				0,151			
	(***)				(-)				(-)			

Tabelle 77: Auswirkung der Austrocknungsdauer auf die Anzahl geschlüpfter Larven pro Gelege: *Agapetus fuscipes*: 0 und 42 Tage Austrocknung.

(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

Austrocknung (Tage)	0	42
Mittlerer Rang	29,63	11,38
Z-Wert	-4,967	
Signifikanz (p)	<0,001	
	(***)	

6.3.6.2 Die Dauer der Embryonalentwicklung

Erhebliche Unterschiede sind auch in der Dauer der Embryonalphase zwischen den Arten festzustellen. Hierzu sollen zunächst die nicht trockengefallenen Kontrollgelege näher betrachtet werden.

Während *Agapetus fuscipes* im Mittel nach einer Hälterungsdauer von 24,07 Tagen schlüpft, liegt die mittlere Hälterungsdauer für *Synagapetus iridipennis* bei 82,42 Tagen und für *Synagapetus moselyi* bei 77,99 Tagen. Die Unterschiede sind zwischen allen drei Arten höchst signifikant. Deutlich höher sind auch die Standardabweichungen bei beiden *Synagapetus*-Arten. So liegt diese für *Agapetus fuscipes* bei 5,87, für *Synagapetus iridipennis* bei 22,36 und für *Synagapetus moselyi* bei 27,04.

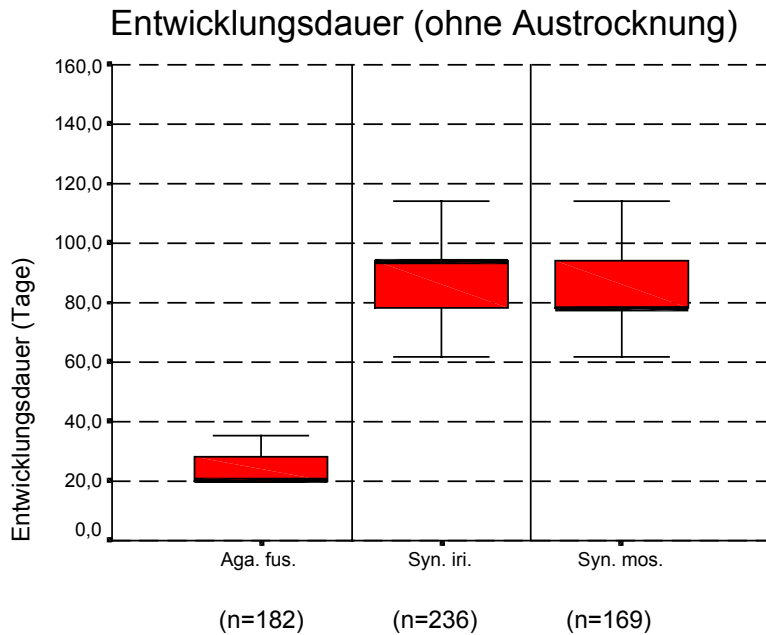


Abbildung 92: Dargestellt ist die Dauer der Embryonalentwicklung in Tagen für die untersuchten Arten. Die Hälterungstemperatur liegt bei 15° C. Pro Art werden jeweils 20 Gelege gehältert. Die Gelege werden keiner Austrocknung unterzogen.

Tabelle 78: Mittlere Dauer der Embryonalentwicklung.

(H-Test nach Kruskal und Wallis; Paarweiser Vergleich: U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
Anzahl (n)	182	236	169
Mittelwert Entwicklungs- dauer (Tage)	24,07	82,42	77,99
Standardabweichung (SD)	5,87	22,36	27,04
Mittlerer Rang	101,86	402,92	355,48
Chi-Quadrat	362,43		
Freiheitsgrade (df)	2		
Signifikanz (p)	<0.001		
	(***)		
<i>Paarweiser Vergleich</i>			
<i>Agapetus fuscipes</i> / <i>Syn- agapetus iridipennis</i> Z-Wert /Signifikanz (p)	-17,515 / <0,001 (***)		-
<i>Synagapetus iridipennis</i> / <i>Synagapetus moselyi</i> Z-Wert /Signifikanz (p)	-	-3,73 / <0.001 (***)	
<i>Agapetus fuscipes</i> / <i>Syn- agapetus moselyi</i> Z-Wert /Signifikanz (p)	-15,33 / <0,001 (***)		

Durch Austrocknung der Gelege steigt die Entwicklungsdauer für alle drei unter-
suchten Arten deutlich an.

Dabei kann für *Agapetus fuscipes* ein Anstieg der mittleren Entwicklungsdauer um
fast 54 Tage auf 78 Tage festgestellt werden. Zu berücksichtigen ist bei dieser Art
jedoch, dass nur sehr wenige Larven nach Austrocknung überhaupt schlüpfen.

Für *Synagapetus iridipennis* liegt die mittlere Entwicklungsdauer der Kontrollgruppe bei 82,42 Tagen. Sie steigt auf 100 Tage nach 21- bzw. 42-tägiger Austrocknung und schließlich auf 125 Tage nach 84-tägiger Austrocknung an. Die maximale Entwicklungsdauer beträgt 200 Tage nach 21-tägiger bzw. 84-tägiger Austrocknung.

Ähnlich verhält es sich bei *Synagapetus moselyi*. Durch Austrocknung steigt die Entwicklungsdauer von 77,99 (Kontrollgruppe) über 83,01 Tage nach 21-tägiger Austrocknung und 98,2 Tage bei 42-tägiger Austrocknung auf 149,23 Tage nach 84-tägiger Austrocknung an. Auch bei dieser Art schlüpfen die letzten Larven nach 200 Tagen Entwicklung bei 42- bzw. 84-tägiger Austrocknung.

Als Maß für mögliche Synchronisationseffekte des Larvalschlupfes soll die Standardabweichung der Entwicklungsdauer dienen.

Da alle Larven von *Agapetus fuscipes* nach 42-tägiger Austrocknung zum selben Kontrolltermin schlüpfen, ist hier die Standardabweichung 0. Für *Synagapetus iridipennis* nimmt die Standardabweichung mit zunehmender Austrocknungsdauer von 22,36 auf 18,02 nach 84 Tagen Austrocknung ab. Mit Ausnahme des Schlupfes nach 42-tägiger Austrocknung ist diese Abnahme auch für *Synagapetus moselyi* festzustellen. Bei langer Austrocknung von 84 Tagen sinkt die Standardabweichung für diese Art gar auf 11,96.

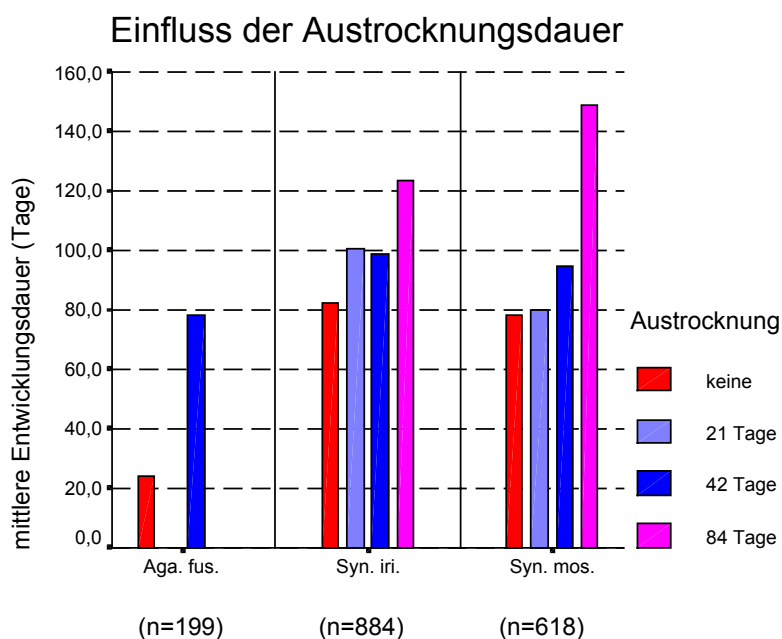


Abbildung 93: Dargestellt ist die mittlere Dauer der Embryonalentwicklung einschließlich Austrocknungszeit in Tagen für die untersuchten Arten in Abhängigkeit von Austrocknungsereignissen unterschiedlicher Dauer. Die Hälterungstemperatur liegt bei 15° C. Pro Art und Bedingung werden jeweils 20 Gelege gehältert.

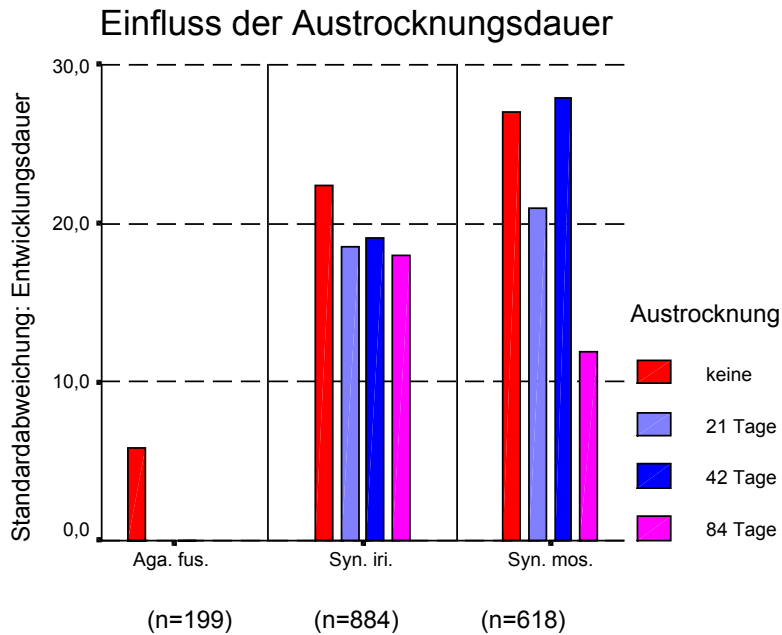


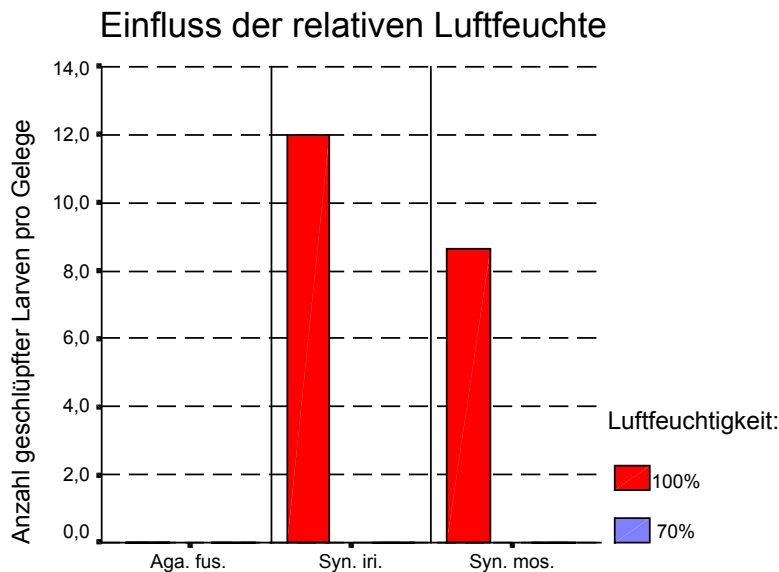
Abbildung 94: Dargestellt ist die Standardabweichung für die Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von Austrocknungsereignissen unterschiedlicher Dauer. Die Hälterungstemperatur liegt bei 15° C. Pro Art und Bedingung werden jeweils 20 Gelege gehalten.

Tabelle 79: Mittlere Dauer der Embryonalentwicklung in Abhängigkeit von der Austrocknungsdauer.
(Chi-Quadrat Einzeltest)

Art	<i>Agapetus fuscipes</i>				<i>Synagapetus iridipennis</i>				<i>Synagapetus moselyi</i>			
Austrocknung (Tage)	0	21	42	84	0	21	42	84	0	21	42	84
Anzahl geschl. Larven (n)	182	0	17	0	236	239	234	176	169	173	179	97
Mittelwert d. Entwicklungsdauer (Tage)	24,1	-	78	-	82,4	100,7	100,1	125,1	78,0	83,0	98,2	149,2
Standardabweichung (SD)	5,87	-	0	-	22,36	18,53	19,06	18,02	27,04	20,92	27,89	11,96
Mittlerer Rang	91,5	-	192	-	262,5	439,6	429,9	713,5	219,8	249,4	327,7	550,1
Chi-Quadrat	63,78				343,2				253,89			
Freiheitsgrade (df)	1				3				3			
Signifikanz (p)	<0,001 (***)				<0,001 (***)				<0,001 (***)			

6.3.6.3 Der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit während der Austrocknung

Eine Absenkung der relativen Luftfeuchtigkeit auf 70 % reduziert den Schlupferfolg bei allen drei untersuchten Arten auf 0.



(n: jeweils 20 Gelege pro Bedingung und Art)

Abbildung 95: Anzahl geschlüpfter Larven pro Gelege nach Austrocknungsereignissen von 21 Tagen bei Luftfeuchtigkeiten von 100 bzw. 70%. Die Hälterungstemperatur liegt bei 15° C. Pro Art und Bedingung werden jeweils 20 Gelege gehalten.

Tabelle 80: Auswirkung der Austrocknungsintensität auf den Schlupferfolg pro Gelege.
(U-Test nach Mann und Whitney; Test auf Normalverteilung: Kolmogorov-Smirnov)

	<i>Agapetus fuscipes</i>		<i>Synagapetus iridipennis</i>		<i>Synagapetus moselyi</i>	
Luftfeuchtigkeit (%)	100	70	100	70	100	70
Anzahl der Gelege (n)	20	20	20	20	20	20
Mittelwert geschl. Individuen (M)	0	0	11,97	0	8,63	0
Mittlerer Rang	20,5	20,5	30,5	10,5	28	13
Z-Wert	0,000		-5,79		-4,67	
Signifikanz (p)	1,000		<0,001		<0,001	
	(-)		(***)		(***)	

6.4 Zusammenfassung

6.4.1 Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten

Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung unterschiedlicher Strömungsbereiche deutlich (Kapitel 6.3.1). So ist *Synagapetus moselyi* in der Lage, das gesamte dargebotene Strömungsspektrum in fast gleichen Dichten zu besiedeln. Dies betrifft auch Bereiche mit Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 m/s. Lediglich bei Strömungen von über 0,55 m/s werden die Besiedlungsdichten deutlich geringer.

Eine ähnlich gleichmäßige Besiedlung zeigt *Agapetus fuscipes*. Diese Art deckt jedoch nicht das gesamte Spektrum von *Synagapetus moselyi* ab. Geringere Dichten sind bei niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 sowie deutlich geringere Dichten bei Strömungen über 0,45 m/s festzustellen. Maximale Besiedlungsdichten zeigt diese Art bei 0,1 m/s.

Die deutlichste Präferenz besitzt *Synagapetus iridipennis*. Die höchsten Besiedlungsdichten sind hier im Strömungsbereich um 0,2 m/s festzustellen, sehr geringe bei Strömungen unter 0,05 m/s. Hohe Strömungen über 0,45 m/s werden von der Art besiedelt, jedoch in geringeren Dichten.

Ein Vergleich der Strömungsgeschwindigkeiten des Angebotes besiedelbarer Bereiche mit der Verteilung der Larven auf diese Bereiche erbringt keine Unterschiede. Auch ein Vergleich zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* an demselben Gewässer erbringt keine signifikanten Unterschiede.

Die Arbeitshypothesen lassen sich somit wie folgt beantworten:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten.

Arbeitshypothesen	ja	nein
1. Die Arten zeigen eine deutliche Präferenz in der Besiedlung bestimmter Strömungsgeschwindigkeiten => Eine ausgeprägte Präferenz lässt sich nur für <i>Synagapetus iridipennis</i> belegen.	x	x
2. Die Arten unterscheiden sich in dieser Präferenz => Die Arten unterscheiden sich nicht in ihrer Präferenz für einen bestimmten Strömungsbereich. Sie unterscheiden sich jedoch in der Breite ihres Toleranzbereiches. Dabei besitzt <i>Synagapetus moselyi</i> die größte, <i>Agapetus fuscipes</i> eine mittlere und <i>Synagapetus iridipennis</i> die kleinste Toleranz.		x

6.4.2 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten

Im Laufe der Versuchsdauer findet eine starke Angleichung der ursprünglich unterschiedlichen Individuendichten statt (Kapitel 6.3.2.1). Offensichtlich existiert eine Grenze maximaler Tragfähigkeit in Abhängigkeit von der Flächengröße. Dies kann auch durch die ermittelten Körpergrößen und Gewichte der geschlüpften Tiere bestätigt werden. Tiere aus einer höheren Ausgangsdichte werden deutlich kleiner und leichter als solche aus einer niedrigen (Kapitel 6.3.2.3).

Agapetus fuscipes kann durch den direkten Vergleich mit *Synagapetus moselyi* als die eindeutig konkurrenzfähigere Art charakterisiert werden (Kapitel 6.3.2). Sie erreicht dabei nicht nur die deutlich niedrigeren Mortalitätsraten, sondern profitiert auch von den frei werdenden Ressourcen. So werden die unter interspezifischer Konkurrenz gehälterten Tiere deutlich größer als jene unter intraspezifischen Bedingungen gleicher Dichte gehälterten. Die Arbeitshypothesen können somit wie folgt beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten.

Arbeitshypothesen	ja	nein
1. Die Arten unterscheiden sich unter Konkurrenzbedingungen in ihren Mortalitäts- bzw. Überlebensraten	x	
2. Die Art <i>Agapetus fuscipes</i> ist dabei die konkurrenzfähigere (Folgerung aus den Ergebnissen der Teile 1 und 2 abgeleitet)	x	
3. Konkurrenzstärke bedingt neben der niedrigeren Mortalitätsrate auch ein höheres Wachstum	x	
4. Hohe Individuendichten bedingen eine hohe intraspezifische Konkurrenz. Diese äußert sich in einem geringeren Wachstum und erhöhter Mortalität	x	

6.4.3 Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

Der Entwicklungserfolg von Individuen der Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* ist stark abhängig von der Wassertemperatur (Kapitel 6.3.3.1). Während *Agapetus fuscipes* bei höheren Temperaturen (12 und 15°C) sehr niedrige Mortalitätsraten aufweist, sind diese für *Synagapetus iridipennis* nur bei 15 °C besonders gering. Diese Art zeigt hinsichtlich der Wassertemperatur die deutlichste Präferenz, *Synagapetus moselyi* hingegen die niedrigste. Sie erreicht bei allen getesteten Temperaturen ähnliche Schlupfraten.

Die größten Tiere schlüpfen bei beiden *Synagapetus*-Arten bei niedrigen Temperaturen. Die Imagines von *Agapetus fuscipes* werden hingegen bei 12°C besonders groß (Kapitel 6.3.3.4).

Durch Verknüpfung dieser Befunde lassen sich für die Arten folgende Optima ableiten: *Agapetus fuscipes* besitzt ein Optimum bei 12°C, *Synagapetus moselyi* eines bei niedrigen Temperaturen. Die Tendenz bei *Synagapetus iridipennis* ist hingegen uneinheitlich. Während bei niedrigen Temperaturen wenig große Tiere schlüpfen, sind es bei hohen Temperaturen viele kleine.

Die Dauer der Puppenphase wird durch hohe Temperaturen deutlich verkürzt (Kapitel 6.3.3.2). Gleiches gilt für die Larvalentwicklung bis zur Festheftung zur Verpuppung. Mit steigender Temperatur findet eine zunehmende Synchronisation des Schlupfes statt. Diese Ergebnisse gelten für alle drei Arten.

Der Einfluss der 6/12°C-Wechseltemperatur im Vergleich zur getesteten konstanten 9°C-Temperaturen kann wie folgt zusammengefasst werden: Bei Wechseltemperatur schlüpfen von *Agapetus fuscipes* mehr, jedoch kleinere Imagines. Der Schlupf ist dabei weniger synchronisiert. Für *Synagapetus iridipennis* ist das Ergebnis gegenteilig. Hier ist der Schlupferfolg geringer, jedoch sind die geschlüpften Tiere größer. *Synagapetus moselyi* erreicht einen Schlupferfolg ähnlich dem bei 9°C. Die unter Wechseltemperatur geschlüpften Tiere sind größer. Der Schlupf findet hier synchronisierter statt.

Bei niedrigen Temperaturen ist der Anteil an Männchen bei *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* erhöht, bei *Synagapetus iridipennis* ausgeglichen. Bei hohen Temperaturen (15°C) hingegen ist bei allen drei Arten der Anteil an Weibchen höher (Kapitel 6.3.3.5).

Somit lassen sich die Arbeitshypothesen dieses Versuchsteils wie folgt beantworten:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung.

Arbeitshypothesen	ja	nein
1. Der Entwicklungserfolg ist abhängig von der Wassertemperatur => gilt für <i>Agapetus fuscipes</i> und besonders für <i>Synagapetus iridipennis</i> , weniger jedoch für <i>Synagapetus moselyi</i> .	x	x
2. Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich des Entwicklungserfolgs in ihrem Temperaturoptimum	x	
3. Das Wachstum der Organismen ist temperaturabhängig	x	
4. Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich des Wachstums in ihrem Temperaturoptimum	x	
5. Die Entwicklungsdauer wird von der Wassertemperatur gesteuert. Dies gilt sowohl für die Dauer der Larvalphase als auch für die der Puppenphase	x	

6.	Bestimmte Wassertemperaturen können eine Synchronisation des Imaginalschlupfes bewirken	x
7.	Temperaturschwankungen beeinflussen die Entwicklungsdauer	x
8.	Die Wassertemperatur beeinflusst das Geschlechterverhältnis der Arten	x

6.4.4 Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines

Die untersuchten Arten erreichen unter Laborbedingungen alle eine mittlere Dauer der Imaginalphase von etwa 10 Tagen (Kapitel 6.3.4). Auch zwischen Männchen und Weibchen der Arten können kaum Unterschiede festgestellt werden. Hingegen kann die Dauer der Imaginalphase durch Darreichung einer Honigwasserlösung erheblich verlängert werden.

Milbenbefall der Imagines verkürzt die Dauer der Imaginalphase deutlich. Die Arbeitshypothesen zu diesem Versuchsteil können somit, wie folgt, beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines.

Arbeitshypothesen	ja	nein
1. Die Arten unterscheiden sich in der Dauer der Imaginalphase. Dabei werden Imagines der beiden <i>Synagapetus</i> -Arten älter als jene von <i>Agapetus fuscipes</i>		x
2. Die Weibchen der Arten werden älter als die Männchen		x
3. Durch Futtergabe (Honiglösung) kann die Dauer der Imaginalphase verlängert werden	x	
4. Milbenbefall verkürzt die Imaginalphase	x	

6.4.5 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase

Alle drei untersuchten Arten sind in der Lage, Austrocknung während der Puppenphase zu tolerieren. Während *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* hohe Toleranzen aufweisen, ist diese Toleranz bei *Synagapetus iridipennis* deutlich geringer ausgeprägt (Kapitel 6.3.5.1).

Besonders gut können unmittelbar nach Festheftung einsetzende Austrocknungsereignisse toleriert werden, schlechter solche, die nach zweiwöchiger Verpuppungsphase eingeleitet werden (Kapitel 6.3.5.2). Die Verpuppung kann somit eine sinnvolle Strategie zum Schutz vor Austrocknung darstellen. Da erhöhte Wassertemperaturen dem eigentlichen Austrocknungsereignis in der Regel vorausgehen, kann die im Experiment zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung festgestellte Verkürzung der Larvalphase bei hohen Temperaturen als weiterer Beleg zur Stützung dieser Hypothese angesehen werden.

Die Austrocknung reduziert die Dauer der Verpuppung (Kapitel 6.3.5.3). In Verbindung mit den kurzen Imaginalphasen wird so eine zeitige Eiablage in noch vorhandene Rinnsale vor der kompletten Austrocknung des Gewässerbettes ermöglicht. Durch die Austrocknung findet eine Desynchronisation des Imaginalschlupfes statt.

Die Fähigkeit zum Schlupf im Trockenen besitzen alle drei untersuchten Arten. Die Schlupfraten sind in diesen Fällen sogar höher als jene der ins Wasser rücküberführten Puppen (Kapitel 6.3.5.5).

Niedrigere relative Luftfeuchtigkeiten als 100% toleriert keine der Arten (Kapitel 6.3.5.6). Durch Entfernung des Puppengehäuses wird den Tieren die Fähigkeit der Überdauerung von Austrocknung weitgehend genommen (Kapitel 6.3.5.4). Hingegen ist eine erfolgreiche Entwicklung im Wasser auch ohne Gehäuse möglich.

Die Arbeitshypothesen können somit wie folgt beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase.

Arbeitshypothesen	ja	nein
1. Die untersuchten Arten sind in der Lage, Austrocknung unterschiedlicher Dauer im Puppenstadium zu tolerieren	x	
2. Eine Zunahme der Austrocknungsdauer vermindert den Schlupferfolg => Lässt sich nur für <i>Synagapetus iridipennis</i> eindeutig und für <i>Agapetus fuscipes</i> eingeschränkt belegen	x	x
3. Diese Toleranz ist während des gesamten Verpuppungszeitraumes gegeben => Sie nimmt jedoch bei spät einsetzender Austrocknung ab	x	
4. Der Schlupferfolg ist vom Austrocknungszeitpunkt abhängig => Lässt sich nur für <i>Synagapetus iridipennis</i> belegen	x	x
5. Durch die Austrocknung findet eine Verkürzung der Dauer der Puppenphase statt	x	
6. Das Puppengehäuse beeinflusst den Schlupferfolg bei Austrocknung positiv	x	
7. Zum Schlupf ist kein Wasserkörper nötig	x	
8. Die untersuchten Arten unterscheiden sich in der Fähigkeit, niedrige Luftfeuchtigkeiten bei der Austrocknung zu tolerieren		x

6.4.6 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase

Die untersuchten Arten unterscheiden sich in ihrer Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase erheblich (Kapitel 6.3.6.1). Bei beiden *Synagapetus*-Arten wird der Larvialschlupf durch Austrocknungsereignisse von 42 Tagen praktisch nicht reduziert. Erst Austrocknung von 84 Tagen Dauer führt zu einer leichten Reduktion. Hingegen kann die Art *Agapetus fuscipes* Austrocknungen während der Embryonalphase, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nicht tolerieren.

Auch in der Dauer der Embryonalphase unterscheiden sich die Arten (Kapitel 6.3.6.2). Sie ist bei *Agapetus fuscipes* deutlich kürzer als bei den beiden *Synagapetus*-Arten. Austrocknung verlängert die Dauer der Embryonalphase der beiden *Synagapetus*-Arten nochmals erheblich. Dabei kann eine maximale Entwicklungsdauer von 200 Tagen bei beiden Arten festgestellt werden. Durch Austrocknung findet in der Regel eine Synchronisation des Larvialschlupfes statt (Kapitel 6.3.6.2). Relative Luftfeuchten von 70% und darunter während der Austrocknungsphase werden von keiner der untersuchten Arten toleriert (Kapitel 6.3.6.3).

Die Arbeitshypothesen können somit, wie folgt, beantwortet werden:

Arbeitshypothesen zu Teil 3: Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase.

<i>Arbeitshypothesen</i>	<i>Agapetus fuscipes</i>	<i>Synagapetus iridipennis</i>	<i>Synagapetus moselyi</i>
1. Die untersuchten Arten sind in der Lage Austrocknung unterschiedlicher Dauer während der Embryonalphase zu tolerieren	sehr eingeschränkt	ja	ja
2. Eine Zunahme der Austrocknungsdauer vermindert den Schlupferfolg	ja	nein ¹⁴	nein ¹⁴
3. Durch die Austrocknung findet eine Verlängerung der Embryonalentwicklung statt	ja	ja	ja
4. Durch die Austrocknung findet eine Desynchronisation des Larvalschlupfes statt	nein	nein	nein
5. Die untersuchten Arten unterscheiden sich in der Fähigkeit, niedrige Luftfeuchtigkeiten während der Austrocknung zu tolerieren	nein	nein	nein

¹⁴ Erst bei einer Austrocknungsdauer von 84 Tagen sind die Schlupfraten reduziert.

7 Diskussion

7.1 Die ökologische Nische

In idealisierter Form ist es möglich, zwischen einem Parameter, der in irgendeiner Weise das „Wohlergehen“ eines Organismus ausdrückt und dem Gradienten eines Umweltfaktors eine Beziehung darzustellen, die der einer eingipfligen Kurve entspricht. Die Form einer solchen Kurve kann als Reaktionsnorm bezeichnet werden (Lampert & Sommer 1993). Der höchste Punkt charakterisiert das Optimum, der Bereich zwischen Minimum und Maximum den Toleranzbereich des Organismus gegenüber dem Parameter. Als Maß für das „Wohlergehen“ des Organismus können eine ganze Reihe von Variablen herangezogen werden. Dabei kann es sich beispielsweise um die Stoffwechselrate, die Wachstumsrate, die Häufigkeit oder die Fitness handeln.

Sowohl der Toleranzbereich als auch das Optimum lassen sich auf zweierlei Weisen ermitteln. Zum einen kann unter experimentellen Bedingungen, also unter weitgehender Ausschaltung von Wechselwirkungen, eine Beschreibung erfolgen. Dieser Bereich wird als physiologischer Toleranzbereich, sein Optimum als physiologisches Optimum bezeichnet. Zum anderen ist eine Beschreibung unter realen Bedingungen, also unter Einbeziehung biotischer Interaktionen möglich. Dieser Bereich wird als ökologischer Toleranzbereich, der höchste Punkt der Kurve als ökologisches Optimum bezeichnet (Lampert & Sommer 1993).

Der physiologische Toleranzbereich kann nun weiter differenziert werden. Die breiteste Auslegung ist dabei jener Bereich, in dem der Organismus gerade noch überleben kann, die engste Auslegung beschreibt den Bereich, in dem sich der Organismus fortpflanzt.

Wie bereits in Kapitel 1 dargestellt, kann unter der ökologischen Nische eines Organismus die Summe sämtlicher Toleranzbereiche verstanden werden, die er gegenüber der Vielzahl an Umweltfaktoren besitzt (Hutchinson 1958). In Analogie zum physiologischen und ökologischen Toleranzbereich kann bei der Nischenbeschreibung zwischen der fundamentalen und der realisierten Nische unterschieden werden. Einen Überblick über den historischen Wandel des Nischenbegriffs seit Grinnell (1917) gibt Vandermeer (1972).

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung finden unterschiedliche Ansätze der Nischenbeschreibung Anwendung. Im ersten und zweiten Teil der Untersuchung wird über die Feststellung des Vorkommens sowie die Beschreibung der besiedelten Habitate eine Charakterisierung der realisierten Nische der Arten vorgenommen. Als Parameter, die das „Wohlergehen“ der Arten charakterisieren sollen, wird auf das Vorkommen und die Häufigkeit zurückgegriffen. Die Untersuchung des Vorkommens der Art setzt die Fortpflanzung und damit die Auslegung eines engen Toleranzbereichs bei der Beschreibung voraus.

Im dritten Teil der Untersuchung findet im Gegensatz dazu eine Analyse des physiologischen Toleranzbereichs bezüglich der Parameter „Temperatur“ und „Austrocknung“ statt. In diesem Teil wird nicht mehr der Bereich mit Fortpflanzung, sondern jener Bereich der Nische beschrieben, in dem der Organismus gerade noch überleben kann. Als indirektes Maß für die Fitness des Organismus dient in diesem Teil der Untersuchung die Körpergröße und das Gewicht.

Das Exklusionsprinzip (Gause 1934) besagt, dass in ein und demselben Lebensraum von zwei oder mehreren um dieselbe Ressource konkurrierenden Arten nur eine überleben kann. Übertragen auf das Nischenkonzept bedeutet dies, dass eine Nische auch nur von einer Art besetzt werden kann (Lampert & Sommer 1993). Unter dem Begriff „Einnischung“ kann somit ein Evolutionsprozess verstanden werden, in dessen Verlauf sich vorhandene Nischenüberlappungen durch Differenzierung der Arten reduzieren.

Wie die ökologische Charakterisierung der Arten in Kapitel 3.4 belegt, handelt es sich bei den untersuchten Arten um Organismen mit einer hohen Nischenüberlappung. Die Arten sind vergleichsweise eng miteinander verwandt, lassen sich alle der Gilde der Weidegänger zuordnen, besitzen eine ähnliche längszonale Verteilung, zeigen keine erkennbaren Unterschiede im Lebenszyklus und kommen oftmals syntop vor. Einnischung oder auch Exklusion sollte genau dann stattfinden, wenn Interaktionen in hoher Frequenz auftreten. Nach Peckarsky (1983) ist dies in besonderem Maße in konstanten Lebensräumen der Fall. Diesen günstigen Bereichen können Stressbereiche gegenüber gestellt werden, in denen überwiegend abiotische Faktoren die Populationsgrößen begrenzen. May & Mc Arthur (1972) postulieren für gestörte Systeme in ihrer „Ressource-Overlap-and-Disturbance-Theorie“ ebenfalls eine geringe Nischenseparation innerhalb der besiedelnden Lebensgemeinschaft. Davon ableitbar ist die „intermediate disturbance theory“ (Connell 1978), die eine besonders hohe Diversität in Bereichen mittlerer Störung vorhersagt. Belege für diese Theorie werden vielfach erbracht, exemplarisch seien die Arbeiten von Dieterich (1999), Dieterich & Anderson (2000) oder McCabe & Sykora (2000) genannt. Einen Überblick über die unterschiedlichen Theorien zu diesem Thema bieten Schellenberg et al. (1994) sowie Bohle (2001). Überträgt man diese Aussagen auf das Nischenkonzept, so sollte unter ungünstigen Bedingungen die realisierte Nische des Organismus aufgrund fehlender Interaktion weitgehend der fundamentalen Nische entsprechen, während unter günstigen Bedingungen die realisierte Nische weit von der fundamentalen Nische abweichen kann.

Aus diesem Grund wird im dritten Teil der Untersuchung unter konstanten Bedingungen die Interaktion zweier der drei untersuchten Arten analysiert. Es werden dazu jene Arten ausgewählt, die sich in der realisierten Nische am ähnlichsten sind. Ziel dieses Experiments ist es, die über die Befunde des dritten Untersuchungsteils charakterisierte fundamentale Nische der durch die Teile 1 und 2 der Untersuchung beschriebenen realisierten Nische anzunähern.

In der folgenden Diskussion sollen die Ergebnisse aus den drei Untersuchungsteilen zu einer möglichst komplexen Nischenbeschreibung der Arten zusammengeführt werden. Besonderes Augenmerk wird dabei auf die Überlappungsbereiche gelegt. Wo liegen die Unterschiede, wo die Gemeinsamkeiten der Arten? Um diese Frage zu beantworten, findet eine parameterbezogene Betrachtung der Gesamtheit der Ergebnisse aus allen drei Teilen der Untersuchung statt. In der Regel wird in der Diskussion ein Bezug zur trichopterologischen Vergleichsliteratur hergestellt. Nur in Fällen, in denen Aussagen oder Trends so nicht ausreichend belegbar sind, wird auf Literatur aus anderen systematischen Gruppen zurückgegriffen.

Auf der Grundlage dieser Ergebnisse wird der Versuch unternommen, die in Teil 1 der Untersuchung festgestellte Verbreitung der Arten zu erklären.

7.2 Die Bedeutung der Höhenlage

Um eine vollständige Reaktionsnorm von Organismen für einen Parameter zu erhalten, ist es notwendig, die gesamte Breite des Toleranzbereichs sowie einen gewissen Bereich unterhalb des Minimums sowie oberhalb des Maximums zu analysieren. Um dies zu realisieren, werden im ersten Teil der Untersuchung Gewässer einbezogen, in denen keine der untersuchten Arten vorkommen.

Dies bedeutet jedoch noch lange nicht, dass sämtliche nicht besiedelbaren Extreme aller untersuchter Parameter berücksichtigt seien. In der Regel wird bei der Beschreibung nur ein mehr oder minder großes Spektrum der gesamten Reaktionsnorm untersucht und über die Häufigkeitsverteilung innerhalb dieses Spektrums auf das Optimum des Organismus durch Intra- oder Extrapolation geschlossen.

So kann Pitsch (1993) für die Art *Agapetus fuscipes* Fundorte in Höhenlagen von 100 bis 1400 m ü. NN ausfindig machen, *Synagapetus iridipennis* findet er von 200 bis 600, *Synagapetus moselyi* von 200 bis 500 m ü. NN vor.

Die untersuchten Gewässer decken die Höhenlage zwischen 190 und 670 m ü. NN ab. Mindestens für *Agapetus fuscipes* wird somit nur ein Teil des gesamten Toleranzbereichs bei der Untersuchung berücksichtigt.

Am Beispiel der Höhenlage lässt sich verdeutlichen, dass unter besonderer Berücksichtigung der Häufigkeiten eine Charakterisierung der Arten dennoch möglich ist. So besiedelt die Art *Agapetus fuscipes* nicht nur eine niedrigere mittlere Höhe im Unterschied zu den beiden *Synagapetus*-Arten, sondern zeigt auch eine negative Korrelation zum Parameter „Höhenlage“. Die mittlere besiedelte Höhenlage von *Synagapetus iridipennis* liegt um fast 30 m über der von *Agapetus fuscipes*. Diese Art zeigt eine schwach positive Korrelation zum Faktor „Höhe“. *Synagapetus moselyi* verhält sich ambivalent (vgl. Kapitel 4.3.3). Die Ergebnisse decken sich mit den in Teil 3.2.1 gemachten Angaben zur Verbreitung der Arten. Danach handelt es sich bei *Agapetus fuscipes* um eine Art, die mehr oder minder das gesamte norddeutsche Tiefland besiedelt, beide *Synagapetus*-Arten sind hingegen Arten des Mittelgebirges bzw. des Alpenvorlandes.

Bei der Betrachtung der Korrelationskoeffizienten offenbart sich ein weiteres Problem bei der Beschreibung realisierter Nischen. Da bei der realisierten Nische des Organismus sämtliche, also auch die biotischen Parameter berücksichtigt werden, erschwert dies das Erkennen von Zusammenhängen erheblich. Die im gesamten ersten Teil der Untersuchung festzustellenden niedrigen Korrelationskoeffizienten haben auch darin ihre Ursache.

7.3 Die Bedeutung der Vegetation

Die Ergebnisse machen eine enge Bindung der beiden *Synagapetus*-Arten an Wälder wahrscheinlich. Dies gilt nicht in gleichem Maß für *Agapetus fuscipes*, die hohe Abundanzen auch in Waldrandlagen, Lichtungen, Kahlschlägen oder auch Gewässern mit Gehölzsaum erreicht. Tobias, W. und Tobias, D. (1981) charakterisieren die Art *Synagapetus iridipennis* als Waldart, ebenso Mittelstädt et al. (1991). Die Einstufung deckt sich mit einer ganzen Reihe faunistischer Befunde (Bandoïn & Decamps 1971, Illies 1978, Fischer et al. 1998).

Im Folgenden sollen unterschiedliche Auswirkungen der Vegetation auf das Vorkommen der Arten diskutiert werden.

Die Vegetation und die damit verbundene Beschattung kann Einfluss auf die quantitative Zusammensetzung epilithischer Aufwüchse haben und damit indirekt die Zusammensetzung der Arten beeinflussen. So stellt Cox (1990) in beschatteten Bachabschnitten eine geringere Diatomeen- und höhere Cyanophyceendichte fest. Cummins (1973) kann ein beschleunigtes Wachstum von *Glossosoma nigrior* durch bevorzugte Diatomeen-Aufnahme belegen. Nachdem jedoch Gunia (1997, siehe Anhang 1.12) aufgrund von Darminhaltsuntersuchungen keine signifikanten Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung zwischen den drei zu untersuchenden Arten feststellt und eine selektive Nahrungsaufnahme als Grund dafür ausschließen kann, wird deren Einfluss auf die Nischenseparation nicht weiter untersucht, obwohl grundsätzlich von einer hohen Bedeutung dieses Faktors auszugehen ist (Scott 1958, Ulfstrand 1967, Bohle 1978, Dudgeon 1982, Tolkamp 1982, Martin & Mackay, 1983, Kohler 1984, Williams & Moore 1985, Mayer & Likens 1987, Becker 1990, Richardson 1991). Einen Überblick über die zahlreichen Arbeiten zu Aufwuchs-Weidegänger-Interaktionen gibt Feminella & Hawkins (1995) sowie Becker (2001).

Sämtliche bisher beobachteten Paarungen von Individuen der Gattung *Synagapetus* fanden auf Buchen in unmittelbarer Gewässernähe sowie in einer Höhe von mehreren Metern über dem Gewässer statt (vgl. Kapitel 3.4.1.3). Es könnte hierdurch eine Bindung der beiden *Synagapetus*-Arten an Waldbäche gegeben sein. Das Vorhandensein von überhängenden Bäumen, die die Funktion von Paarungsplätzen übernehmen, würde einem Proximatfaktor entsprechen. Es handelt sich dabei um Umweltfaktoren, die die unmittelbare Reaktion der Organismen bestimmen und von Ultimatfaktoren, die die evolutive Reaktion eines Organismus erklären können, unterschieden werden (Immelmann 1972).

Im Gegensatz dazu kann eine Vielzahl von Paarungen von *Agapetus fuscipes* auch auf krautiger Vegetation beobachtet werden. Ivanov & Rupprecht (1993) beschreiben sogar Paarungen von *Agapetus fuscipes* in kleinen Hälterungsgefäßen.

Zwölfer (1974) verweist auf die besondere Bedeutung solcher Rendezvous-Plätze für die Erhöhung der Zusammentreff-Wahrscheinlichkeit potentieller Partner. Artspezifische Unterschiede in der Nutzung solcher Strukturen können als Isolationsmechanismus wirken.

Der Einfluss der Vegetation auf die Luftfeuchtigkeit und damit auf die Austrocknungstoleranz der verschiedenen Entwicklungsstadien wird in Kapitel 7.7 diskutiert.

7.4 Die Bedeutung der Gewässerbreite und Tiefe

Sowohl für die Art *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus iridipennis* kann ein positiver Zusammenhang zwischen Gewässerbreite und Besiedlungsdichte nachgewiesen werden.

Für die Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* wird zudem ein negativer Zusammenhang zur Gewässertiefe belegt. Die Ergebnisse stützen sich sowohl auf Auswertungen der beiden Einzelparame-ter als auch auf multivariate Analysen. Aufgrund der Befunde ist eine Charakterisierung der zu untersuchenden Arten wie folgt möglich: Die flachsten Gewässer werden, unabhängig von deren Breite, von *Synagapetus moselyi* besiedelt. *Synagapetus iridipennis* besiedelt wie *Agapetus fuscipes* eher breite Gewässer, wobei letztere Art eine noch stärkere Bindung an diese besitzt. Die Gewässertiefe wirkt sich bei *Agapetus fuscipes* negativ auf die Besiedlungsdichte aus. Durch die multivariate Auswertungsmethode wird dieser negative Zusammenhang besonders deutlich. Gleiches gilt mit etwas geringerer Tendenz für *Synagapetus iridipennis*.

Die in Kapitel 3.2.2 zitierte längszonale Verteilung nach Moog (1995) sowie Schmedtje & Colling (1996) zeichnet ein anderes Bild. In beiden Fällen werden beide *Synagapetus*-Arten in ihren Ansprüchen als identisch charakterisiert. Während Moog (1995) von einer etwas stärkeren Bindung der *Synagapetus*-Arten an das Eukrenal ausgeht, betonen Schmedtje & Colling eine stärkere Bindung von *Agapetus fuscipes* an das Eukrenal.

Nach den vorliegenden Befunden wäre jedoch *Synagapetus moselyi* die Art mit der engsten Bindung an sehr kleine Gewässer. Dieser würde längszonal *Agapetus fuscipes* und schließlich *Synagapetus iridipennis* folgen. Diese längszonale Abfolge wird im Hauptuntersuchungsgewässer Grubenbach aufgrund von Emergenzuntersuchungen von Fischer (1995, siehe Anhang 1.1) belegt.

Die besondere Bedeutung des Epirhithrals für die Art *Agapetus fuscipes* wird in Kapitel 7.7 diskutiert.

Um die Bedeutung der Parameter „Gewässerbreite“ und „-tiefe“ für die Besiedlung durch die Arten zu interpretieren, sollen auch die Ergebnisse des zweiten Untersuchungsteils einbezogen werden. Hiernach zeigt *Agapetus fuscipes* eine gleichmäßige Verteilung im Querprofil des Gewässers. Die Art besiedelt im gleichen Gewässerabschnitt weniger tiefe Stellen als *Synagapetus iridipennis*, was die festgestellte längszonale Verteilung bestätigt. Beide *Synagapetus*-Arten besiedeln bevorzugt die Gewässermitte, wobei der Unterschied zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* besonders deutlich ausgeprägt ist. Im Vergleich zwischen *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* wäre aufgrund der Ergebnisse des zweiten Untersuchungsteils *Agapetus fuscipes* eher die Art flacherer Bereiche, *Synagapetus moselyi* jene der tieferen Stellen der Gewässermitte.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass sich *Synagapetus iridipennis* deutlich von beiden anderen Arten aufgrund der Parameter „Gewässerbreite“ und „Gewässertiefe“ abgrenzen lässt. Die Unterscheidung von *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* ist hingegen nur tendenziell möglich.

Vergesellschaftungen nahe verwandter Arten mit unterschiedlichen längszonalen Verbreitungsschwerpunkten sind mehrfach belegt. So ist beispielsweise das Vorkommen von *Chaetopteryx major* im Gegensatz zu ihrer euryökeren Schwesterart *Chaetopteryx villosa*, auf Quellbäche beschränkt. Gleiches gilt für *Potamophylax nigricornis* und *Potamophylax cingulatus* (Fischer et al. 1998).

Die Verteilung der Puppen auf die unterschiedlichen Gewässertiefen entspricht bei *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* jener der Larven. Im Unterschied dazu nutzen die Larven von *Synagapetus iridipennis* deutlich bevorzugt tiefere Stellen zur Verpuppung. Scott (1958) kann auch für Larven der Gattung *Glossosoma* das Aufsuchen tieferer Bereiche des Gewässers kurz vor der Verpuppung nachweisen. Für die Art *Synagapetus iridipennis* wird im experimentellen Teil der Untersuchung eine geringe Austrocknungstoleranz im Puppenstadium nachgewiesen (vgl. Kapitel 7.7).

7.5 Die Bedeutung der Substratzusammensetzung

Eine Bindung der Arten an bestimmte Sohlsubstrate wird sowohl im ersten als auch im zweiten Teil der Untersuchung bestätigt. Im ersten Teil wird festgestellt, dass *Agapetus fuscipes* die geringste Präferenz für bestimmte Substrattypen besitzt. Auffällig für einen Weidegänger ist der hohe Anteil schluffiger Substrate, die von der Art besiedelt werden. Beide *Synagapetus*-Arten besiedeln eher die gröberen Steinfraktionen, wobei *Synagapetus iridipennis* die Fraktion „Steine 5-10 cm“, *Synagapetus moselyi* jene zwischen 1 und 5 cm bevorzugt. Zur Fraktion „Steine kleiner 1 cm“ besteht bei allen drei Arten eine positive Korrelation.

Die Ergebnisse des zweiten Teils der Untersuchung bestätigen die des ersten Teils, wobei *Synagapetus iridipennis* den höchsten positiven Korrelationskoeffizienten zur Fraktion „Steine 1-5 cm“, *Synagapetus moselyi* zur Fraktion „Steine < 1cm“ erreicht. Beim Vergleich der Beträge der Korrelationskoeffizienten wird wiederum deutlich, dass diese im zweiten Teil der Untersuchung deutlich höher als im ersten Teil sind (vgl. hierzu auch 7.2).

Die Ergebnisse für die Art *Synagapetus iridipennis* werden durch Angaben von Otter (1989, siehe Anhang 1.19) bestätigt, der eine Bevorzugung von Substraten größer 0,64 cm² feststellt. Dittmar (1955) gibt für die Gattung *Synagapetus* eine Bevorzugung von Kleinschottern der Größe 10-50 mm an. Im Unterschied dazu beschreiben Tobias, W. & Tobias, D. (1981) *Agapetus fuscipes* als Art sandig kiesiger Substrate. Schmedtje & Colling (1996) geben für die Art eine Präferenz für das Lithal (Steine und Grobkies), gefolgt von Akal (Fein- bis Mittelkies) sowie Psammal (Fein- und Grobsand) an. Die Bedeutung eines Anteils feinkörnigen Materials wird für *Agapetus fuscipes* von Anderson (1973) als auch für den Gehäusebau von *Synagapetus* von Bohle & Fischer (1983) hervorgehoben.

Die deutliche Präferenz von Steinoberseiten als Aufenthaltsorte der Larven ist für Weidegänger zu erwarten (vgl. Angaben in Kapitel 3.4.4.3).

Die Substratzusammensetzung der Verpuppungsorte entspricht jener der Aufenthaltsorte der Larven. Eine Ausnahme bildet jedoch *Synagapetus iridipennis*. Diese Art sucht zur Verpuppung gröbere Substrate auf. Dieser Substratwechsel könnte mit dem Aufsuchen tieferer Gewässerstellen, die sich in der Regel auch durch gröbere Substrate auszeichnen, einhergehen (vgl. Kapitel 7.4).

Bei allen drei Arten ist hingegen der Wechsel des Aufenthaltsortes unter Berücksichtigung der Strömungsexposition zum Zwecke der Verpuppung deutlich ausgeprägt. In Kapitel 6.3.1 kann wahrscheinlich gemacht werden, dass die zum Weiden verfügbare Fläche die Dichte limitiert. Das Aufsuchen von Orten zur Verpuppung, die für den Nahrungserwerb der Larven weniger oder nicht bedeutsam sind, stellt dem Entwicklungsstadium „Larve“ eine wertvolle Ressource zur Verfügung.

Steinseiten liegen jedoch auch tiefer als Steinoberseiten und sind somit einem niedrigeren Austrocknungsrisiko unterworfen.

Zum dritten werden für den Bau des Puppengehäuses kleine Steinchen benötigt. Diese findet die verpuppungsreife Larve eher an der Steinseite als auf der Steinoberseite. Erst nachdem das Puppengehäuse in seiner Grundgestalt weitgehend fertig gestellt ist, wird es auf einer Unterlage festgesponnen (Bohle & Fischer 1983). Alleine aus energetischen Gesichtspunkten wäre ein Transport der Steine auf die Oberseite nicht sinnvoll.

Im Unterschied zu den Aufenthaltsorten der Larven können Gelege aller drei Arten bevorzugt an Stellen vorgefunden werden, die sich durch einen hohen Substratanteil der Fraktion „Steine kleiner 1 cm“ auszeichnen. Während in diesen Bereichen bei den *Synagapetus*-Arten auch ein hoher Anteil größerer Steine vorgefunden werden kann, ist deren Anteil bei *Agapetus fuscipes* gering. Die Ergebnisse legen nahe, dass bei der Wahl des Eiablageortes nicht nur die Verfügbarkeit des unmittelbar für die Eiablage benötigten Substrates eine Rolle spielt. Auch das Vorhandensein von Mikrohabitaten für eine erfolgreiche Larvalentwicklung scheint bei der Wahl des Eiablageortes einbezogen zu werden. Das Erkennen der Größenklassen des Sohlsubstrates durch die Weibchen noch vor Eintritt in den Wasserkörper wird von Fischer & Bohle (1996) belegt (vgl. hierzu auch Kapitel 3.4.1.4).

7.6 Die Bedeutung der Strömung

Die Bedeutung der Strömung für die Besiedlung wird in allen drei Teilen der Arbeit untersucht. Indirekte Auswirkungen des Faktors Strömung auf die Nahrungszusammensetzung (Vaughn 1986, Schwoerbel 1994 a, Wagner 2002) werden nicht weiter analysiert.

Die von *Synagapetus iridipennis* besiedelten Bereiche zeichnen sich durch eine vergleichsweise hohe mittlere Strömungsgeschwindigkeit aus. Die beiden Arten *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* ähneln sich hingegen in ihren Ansprüchen. Für die Art *Synagapetus moselyi* kann ein deutlich negativer Zusammenhang zwischen Strömung und Besiedlungsdichte durch Anwendung multivariater Verfahren im ersten Teil der Untersuchung ermittelt werden. Die große Bedeutung dieses Parameters für die Besiedlung wird auch durch die hohen Korrelationskoeffizienten im zweiten Untersuchungsteil deutlich. Auch durch diese Ergebnisse wird die Art *Synagapetus iridipennis* als rheophilste Art bestätigt. Der Korrelationskoeffizient ist bei *Synagapetus moselyi* geringer, jedoch keinesfalls negativ. Ein solcher Trend wäre aus den Ergebnissen der multivariaten Auswertung des ersten Teils zu erwarten. Bei *Agapetus fuscipes* sind die erreichten Korrelationskoeffizienten noch geringer. Sowohl die Art *Agapetus fuscipes* als auch *Synagapetus moselyi* zeigen ein deutliches Meidungsverhalten: Bei zunehmender Strömungsgeschwindigkeit suchen beide Arten bevorzugt die strömungsabgewandte Seite von Steinen auf.

Diese Verhaltensweise bestätigt das „catastrophic-avoided-Modell“ der Refugien (Robertson et al. 1995, Hildrew 1996), wonach bei Störungen ein Standortwechsel in Bereiche niedrigerer Gefährdung vorgenommen wird. Die Verfügbarkeit solcher Bereiche ist für den Erhalt der Population letztlich entscheidend (Robertson et al. 1995, Hildrew 1996). Auch Sedell et al. (1990) betonen die hohe Bedeutung von Refugialräumen bei Störungen. Neben der Absicherung bei stärkerer Strömung durch Anheftung eines Spinnfadens könnte das Aufsuchen strömungsberuhigter Bereiche ein Grund für die mehrfach beschriebenen niedrigen Driftraten von Glossosomatiden außerhalb von Hochwassersituationen sein (Müller 1970, Castro 1975).

Für alle drei untersuchten Arten kann Gunia (1997, siehe Anhang 1.13) bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten (0,4 m/s) eine deutliche Reduktion des Zeitaufwandes für den mit Lokomotion verbundenen Nahrungserwerb feststellen. Dieser ist bei *Agapetus fuscipes* deutlicher ausgeprägt als bei beiden *Synagapetus*-Arten. Eine deutliche Einschränkung der Bewegungsaktivität bei hoher Strömung stellt auch Kiel (2001) für eine Reihe von Simuliidenarten fest. Somit kann mit dem Aufsuchen strömungsberuhigter Bereiche eine Effektivierung der Nahrungsaufnahme einhergehen. Sowohl für *Agapetus fuscipes* als auch für *Synagapetus moselyi* kann zudem im dritten Teil der Untersuchung festgestellt werden, dass sämtliche angebotenen Strö-

mungsgeschwindigkeiten in fast gleicher Dichte besiedelt werden. Ein deutliches Besiedlungsmaximum bei Strömungsgeschwindigkeiten um 0,2 m/s zeigt hingegen die Art *Synagapetus iridipennis*. Bereiche mit Strömungsgeschwindigkeiten größer 0,45 m/s können von beiden *Synagapetus*-Arten noch in relativ hohen Dichten besiedelt werden, von *Agapetus fuscipes* nicht.

Für die Art *Agapetus fuscipes* gibt Tobias (1986) kleine schnellfließende Bäche als Lebensraum an. Nielsen (1942) betont den breiten Toleranzbereich der Art. So findet er sie sowohl in schnell als auch in sehr langsam fließenden Bereichen vor. Moretti & Gianotti (1962) stellen eine Zunahme der Larven- und Puppendichten bis zu einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,38 m/s fest. Dittmar (1955) ermittelt gar eine obere Toleranzgrenze von 0,94 m/s für die Art. Diese Angaben decken sich nur teilweise mit den Ergebnissen dieser Arbeit. Hiernach nehmen die Dichten von *Agapetus fuscipes* bereits ab einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,15 m/s nicht mehr zu. Auch Becker (1994) beschreibt eine Bevorzugung niedrigerer Strömungsbereiche zwischen 0,05 und 0,2 m/s. Eine deutliche Abnahme der Dichten kann in der vorliegenden Untersuchung jedoch erst ab einer Strömungsgeschwindigkeit von 0,44 m/s festgestellt werden. Strömungsgeschwindigkeiten darüber werden nur noch in sehr geringen Dichten besiedelt. Die obere Toleranzgrenze der Art wird bei der Untersuchung nicht erreicht.

Latzel (1984, siehe Anhang 1.16) stellt an den Aufenthaltsorten der Art *Synagapetus iridipennis* eine höhere Strömungsgeschwindigkeit im Unterschied zu denen von *Agapetus fuscipes* fest. Auch Gunia (1997, siehe Anhang 1.14) kann diesen Unterschied bestätigen. Während bei niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten *Agapetus fuscipes* dominiert, sind es bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten die beiden *Synagapetus*-Arten, wobei die höchsten von *Synagapetus iridipennis* besiedelt werden. Diese Ergebnisse decken sich mit denen dieser Untersuchung. Während bei Latzel (1984, siehe Anhang 1.16) und Gunia (1997, siehe Anhang 1.14) die Strömungsmessung im Bereich der Grenzschicht erfolgt, wird in der vorliegenden Untersuchung lediglich eine Charakterisierung der substratnahen Strömungsverhältnisse mit Hilfe eines Schiltknecht-Flügels (vgl. Kapitel 6.2.1) vorgenommen.

Ein besonders breiter Toleranzbereich, wie er von Gunia (1997, siehe Anhang 1.14) für beide *Synagapetus*-Arten beschrieben wird, kann nur für *Synagapetus moselyi* belegt werden. Die Art ist sowohl in der Lage, sehr niedrige (unter 0,05 m/s) als auch sehr hohe (>0,45 m/s) Strömungsgeschwindigkeiten zu besiedeln. Die von Latzel (in lit., zitiert nach Bohle 1995b) beschriebene Bedeutung der exponierten Ventilationsöffnungen für die Erhöhung der Toleranzschwelle gegenüber niedrigen Anströmgeschwindigkeiten wird durch die Ergebnisse für die Art *Synagapetus moselyi* bestätigt. *Synagapetus iridipennis* besiedelt ebenfalls sehr hohe Strömungsgeschwindigkeiten, meidet hingegen geringe. Die mögliche Bedeutung des Randsaums der *Synagapetus*-Köcher als Ankerteppich zur Besiedlung höherer Strömungsgeschwindigkeiten (Bohle & Fischer 1983) wird bereits in Kapitel 3.4.4.2 dargestellt.

Eine Nischenseparation über den Faktor „Strömung“ wird von Anderson & Bourne (1974) auch für drei Glossosomatidenarten in Oregon beschrieben. Danach besiedelt *Agapetus bifidus* deutlich strömungsärmere Bereiche als *Anagapetus bernea* und *Glossosoma penitum*.

Zur Verpuppung werden von allen drei untersuchten Arten Bereiche aufgesucht, die sich durch niedrigere Strömungsgeschwindigkeiten auszeichnen. Sehr deutliche Unterschiede zwischen den Arten lassen sich hingegen bei der Betrachtung der Strömungsgeschwindigkeiten an den Eiablageorten feststellen. Auch hier zeigt *Synagapetus iridipennis* die mit Abstand höchste positive Korrelation, gefolgt von *Synagapetus moselyi*. *Agapetus fuscipes* zeigt im Unterschied zu diesen beiden Arten praktisch keinen Zusammenhang zwischen Verbreitung und Strömung. Becker (1991) kann für *Agapetus fuscipes* gar eine deutlich negative Korrelation zwischen den Ablageorten der Gelege und der Strömungsgeschwindigkeit feststellen. Für die beiden *Synagapetus*-Arten wird andererseits von Fischer & Bohle (1996) ein positiver Zusammenhang beschrieben. Es liegen hier offensichtlich ganz unterschiedliche Strömungspräferenzen der Arten bei der Eiablage vor.

7.7 Die Bedeutung der Wasserführung

Zur Beschreibung der realisierten Nische findet im ersten Teil der Untersuchung eine Analyse des Zusammenhangs zwischen Besiedlung und sommerlichem Abfluss der Gewässer statt. Die Daten zur Charakterisierung des sommerlichen Abflusses werden, wie in Teil 4.2.5 beschrieben, durch standardisierte Befragung der zuständigen Forstämter unter Einbeziehung der Revierförstereien erhoben. Eine solche Vorgehensweise birgt die Gefahr einer Fehlerquelle, die durch mangelnde Sorgfalt beim Ausfüllen der Fragebögen entstehen kann. Um diese so gering wie möglich zu halten, werden alle Ämter nach Zusendung telefonisch informiert. Die Rückmelderate beträgt 100%, was als Indiz für eine gründliche Bearbeitung gewertet werden kann. Zu etwa 20 % der Gewässer liegen Informationen zum Abflussverhalten aus zurückliegenden Untersuchungen vor. Diese werden zur Validierung der Ergebnisse einbezogen. Durch dieses Vorgehen können Informationen und Kenntnisse orts- und fachkundiger Mitarbeiter einbezogen werden, die in keiner anderen Weise für eine solche Vielzahl von Gewässern zu erheben gewesen wären. Rückschlüsse, etwa über die räumliche Ausdehnung von Quellaustritten auf deren Abflussverhalten, sind nicht möglich (Erman & Erman 1995).

Die Ergebnisse werden im Folgenden hinsichtlich möglicher Anpassungsstrategien zur Besiedlung intermittierender Gewässer diskutiert (Clifford 1966, Wiggins 1973, Williams & Hynes 1976, Moth-Iversen et al. 1978, Williams 1987, Schellenberg et al. 1994, Williams 1996, Sommerhäuser 1998, Bohle 2000).

Alle drei Arten können starke Schwankungen des Wasserstandes ertragen. Vollständige Austrocknung erträgt *Synagapetus iridipennis* eher schlecht. Hingegen kommen in Gewässern ohne deutliche Abflussschwankungen beide *Synagapetus*-Arten nicht vor. *Synagapetus moselyi* kann als Art charakterisiert werden, die die größte Tendenz zur Besiedlung austrocknender Gewässer besitzt. Dies wird zum einen durch die hohen Mittelwerte deutlich, die die Art bei allen die Austrocknung charakterisierenden Parametern erreicht. Zum anderen belegen dies die vergleichsweise hohen Korrelationen (vgl. Tabelle 15) als auch die multivariate Auswertung. Die Ergebnisse zur Austrocknungstoleranz der beiden *Synagapetus*-Arten decken sich mit der Einstufung von Haase (1999)(vgl. Kapitel 3.2.3).

Sie unterstützen ferner die Befunde zur Strömungsanpassung der Arten. Danach handelt es sich bei *Synagapetus moselyi* um die Art mit dem größten Toleranzbereich gegenüber dem Faktor Strömung. Diese Toleranz in Verbindung mit der Fähigkeit zur Besiedlung von Bereichen besonders niedriger Strömungsgeschwindigkeit stellt eine wesentliche Bedingung zur Besiedlung von Gewässern mit starken Wasserstandsschwankungen dar.

Eine sommerliche Austrocknung des Lebensraums muss besonders die Puppenphase als auch die Embryonalphase betreffen. Die Stadien beider Lebensphasen sind nicht mobil, können also einer drohenden Austrocknung nicht ausweichen. Aus diesem Grund werden diese beiden Entwicklungsstadien auf deren Fähigkeit, Austrocknung zu ertragen, im experimentellen Teil getestet.

Für die Puppenphase kann festgestellt werden, dass alle drei Arten Austrocknung ertragen. Bei allen Arten führt Austrocknung zur Erhöhung der Mortalitätsrate. Bei *Synagapetus iridipennis* ist dies besonders stark ausgeprägt. Für diese Art kann in Kapitel 5.3.1.2 das Aufsuchen tieferer Bereiche zum Zwecke der Verpuppung beschrieben werden. Dieses Verhalten lässt sich als Schutzverhalten vor drohender Austrocknung interpretieren.

Eine Austrocknungstoleranz im Larvenstadium, wie sie für *Oligostomis reticulata* (Timm & Sommerhäuser 1994, Sommerhäuser et al. 1997) bekannt ist, liegt bei allen drei Arten nicht vor (vgl. Kapitel 6.1.5). Auch Formen von „Ruhelarven“, die Scheifhacken (2000 b, siehe Anhang 1.20) für Beraeidenarten beschreibt, sind für die untersuchten Arten nicht bekannt. Ebenso kann das Aufsuchen tiefer gelegener Sedimentschichten bei sinkendem Wasserstand, wie dies beispielsweise für die Quellart *Parachiona picicornis* von Sehnal (1962) beobachtet wird, durch zusätzliche Experimente ausgeschlossen werden.

Austrocknungsereignisse nach Festheftung der Larven zum Zwecke der Verpuppung werden hingegen besonders gut vertragen¹⁵. Damit scheint die Verpuppung reifer Larven eine erfolgsversprechende Strategie darzustellen, sich vor Austrocknung zu schützen. Hierfür spricht auch, dass alle drei Arten zum Imaginalschlupf im Trockenen befähigt sind. Eine erfolgreiche Entwicklung unter emersen Bedingungen beschreibt Scheifhacken (2000 a) für die Puppenphase von *Ernodes articularis* und *Beraea maurus*.

Durch die Austrocknung findet eine Verkürzung der Dauer der Puppenphase statt. Eine solche Verkürzung wird auch für *Drusus annulatus* beschrieben (Fett et al., zitiert nach Bohle 2000). Gleichzeitig führt die Austrocknung zu einer Desynchronisation des Imaginalschlupfes. Auf diese Aspekte wird in der Diskussion der Bedeutung des Parameters „Wassertemperatur“ näher eingegangen.

Bei Austrocknung werden nur relative Luftfeuchtigkeiten von 100 % ertragen. Luftfeuchtigkeiten von 80% und darunter werden von allen drei Arten mit 100 %iger Mortalität beantwortet. In Kapitel 4.3.4 wird die besondere Bedeutung der Vegetation für die Besiedlung durch die Arten untersucht. Dabei zeigt sich, dass Gewässer in Lichtungen oder Kahlschlägen oder auch der Wiesenbach ohne Gehölzsaum von keiner der *Synagapetus*-Arten besiedelt werden. Im Falle der Austrocknung des Gewässers sollte sich vorhandene Beschattung positiv auf eine hohe Luftfeuchtigkeit auswirken und so die Mortalitätsraten senken. Ein Schlupf oberhalb des Wasserspiegels wird auch von Bouvet (1978) für *Stenophylax spec.* beschrieben. Auch hierbei ist eine Luftfeuchtigkeit nahe 100% Bedingung für eine erfolgreiche Entwicklung.

¹⁵ Die Festheftung der unter diesen Bedingungen gehälterten Tiere, liegt 0 bis 7 Tagen vor Beginn der Hälterung. Nach Bohle und Fischer (1983) findet die Häutung der Vorpuppe zur Puppe nach etwa 4 Tagen statt (vgl. Kapitel 3.4.3). Es ist somit davon auszugehen, dass etwa die Hälfte der Tiere das Puppenstadium zu Beginn des Trockenfallens erreicht hat.

Puppen, deren Gehäuse abpräpariert werden, können sich unter Wasser erfolgreich entwickeln, im Trockenen hingegen nicht. Bohle (1995a) diskutiert für das Gehäuse drei unterschiedliche Funktionen:

- Schutz vor Prädation (siehe hierzu auch Otto & Svensson (1980), Molles & Nislow (1990))
- Beeinflussung der Ventilation (siehe auch Majecki & Tomaszewski (1990), Latzel zitiert nach Bohle (1995b))
- Erhöhung der Strömungsresistenz durch Gestalt und Beschwerung mit Steinen.

Schutz der Puppe vor Austrocknung stellt aufgrund der vorliegenden Ergebnisse eine weitere mögliche Funktion des Gehäuses dar. Die zum Teil deutlichen Schwankungen der Schlupfintensität, wie sie beispielsweise für *Plectrocnemia conspersa* als Folge von Austrocknungsereignissen beschrieben sind (Lillpop et al. 1998), treten bei den untersuchten Glossosomatidenarten nicht auf.

Bei der Betrachtung der Austrocknungstoleranz der Gelege als zweites immobiles Stadium ergibt sich ein ganz anderes Bild als für die Puppenphase. Gelege der Art *Agapetus fuscipes* besitzen praktisch keine Austrocknungstoleranz. Lediglich unter einer einzigen Hälterungsbedingung schlüpft ein geringer Anteil an Larven. Es ist zu berücksichtigen, dass die für das Experiment verwendeten Gelege von *Agapetus fuscipes* aus dem konstant schüttenden Quellbach bei Rauischholzhausen stammen. Eine Austrocknungstoleranz der Gelege von Populationen austrocknender Gewässer lässt sich somit nicht prinzipiell ausschließen. Fischer & Bohle (1996) untersuchen jedoch Glossosomatidengelege aus einem austrocknenden Gewässerabschnitt des Grubenbaches. Gelege, die aus einem Bereich mit deutlicher Dominanz von *Agapetus fuscipes* stammen, zeigen eine signifikant niedrigere Toleranz gegenüber Austrocknung. Diese Befunde legen nahe, dass die Austrocknungstoleranz auch bei Gelegen von *Agapetus fuscipes* aus austrocknenden Gewässern nur sehr eingeschränkt vorhanden ist. Die Intensität des Larvalschlupfes ist bei beiden *Synagapetus*-Arten bis zu einer Austrocknungsdauer von 42 Tagen praktisch nicht reduziert, bei *Synagapetus moselyi* gar erhöht. Erst bei 84-tägiger Austrocknung sinkt die Schlupfintensität auch bei diesen Arten. Austrocknung in diesem Stadium führt bei allen drei Arten zu einer deutlichen Verlängerung der Embryonalentwicklung sowie zu einer leichten Synchronisation des Schlupfes. Neben den in Teil 7.8 zu diskutierenden Effekten, die sich aus den unterschiedlichen Temperaturregimes der Gewässer ergeben, kann die durch Austrocknung bedingte Verlängerung der Embryonalentwicklung dazu beitragen, das jahreszeitlich früher auftretende Dichtemaximum im konstant schüttenden Quellbach bei Rauischholzhausen (keine Austrocknung der Gelege) im Vergleich zum austrocknenden Albach zu erklären (vgl. Kapitel 5.3.3.2).

Austrocknungstoleranzen von Trichopterengelegen werden von Wiggins (1973) sowie von Wichard (1988) für einige Gallertlaichgelege der Limnephiloidea beschrieben. Erstlarven der Gattung *Glyphotaelius pellucidus* können mindestens 18 Wochen vital in der Gallerte überdauern (Hiley 1978). Unterschiedliche Formen der Dormanz sind bei Trichopteren vielfach belegt (Novak & Sehnal 1963, Wichard & Reichel 1970, Bouvet 1971, 1978, Denis 1976, 1978, 1979, 1980, Wallace et al. 1990, Verdonschot et al. 1992, Haase & Mejerling 1994, Sommerhäuser et al. 1998).

Eine besondere Schwierigkeit bei der Entwicklung erfolgreicher Anpassungsstrategien dürfte die Unvorhersehbarkeit von Zeitpunkt und Intensität der Austrocknung darstellen. Eine genetisch fixierte Adaptation, wie sie bei der prospektiven Dormanz (Müller 1970) auftritt, würde auch unter günstigen Bedingungen zu einer Verzögerung und damit zu einem Konkurrenznachteil der *Synagapetus*-Arten beispielsweise

gegenüber *Agapetus fuscipes* führen. Ein Vorteil für *Agapetus fuscipes* wäre allein schon durch die deutlich kürzere Embryonalentwicklung dieser Art gegeben (vgl. Kapitel 6.3.6.2). Die festgestellte konsekutive Dormanz (durch einen Auslöser bedingte Entwicklungsverzögerung), erscheint hier die sinnvollere Strategie.

Eine Eiablage in vergleichsweise stark strömende Bereiche des Gewässers verhindert eine rasche Austrocknung der Gelege, die von *Synagapetus*-Gelegen deutlich schlechter ertragen wird als Austrocknung nach einer gewissen Hälterungsdauer (Fischer & Bohle 1996).

Auch von den Gelegen werden nur Austrocknungsereignisse bei hoher Luftfeuchtigkeit ertragen. Austrocknung bei 70%-iger Luftfeuchte führt zu einer Mortalitätsrate von 100%. Ein möglicher Einfluss der Vegetation als Schattenspende wird im Zusammenhang mit der Austrocknungstoleranz im Puppenstadium diskutiert.

Die Ergebnisse der Experimente stützen und erklären die Ergebnisse des ersten Teils der Untersuchung weitgehend. Sowohl während der Puppenphase als auch während der Gelegephase zeigt die Art *Synagapetus moselyi* eine hohe Toleranz gegenüber auftretenden Austrocknungsereignissen. Diese Art besiedelt entsprechend bevorzugt austrocknende Gewässer und erreicht in diesen die höchsten Dichten. Die Art *Synagapetus iridipennis* erträgt Austrocknung während der Puppenphase schlechter als beide anderen Arten, besitzt hier jedoch die Strategie, tiefere Abschnitte zur Verpuppung aufzusuchen. Austrocknung während der Gelegephase kann die Art hingegen problemlos ertragen. Die Art *Agapetus fuscipes* toleriert zwar Austrocknung im Puppenstadium, im Gelegestadium jedoch praktisch nicht. Die vergleichsweise hohen Dichten, die die Art in austrocknenden Gewässern erreicht, sind aufgrund dieser Ergebnisse überraschend. Die Besiedlungsdichte von Arten wird jedoch maßgeblich durch zurückliegende Ereignisse gesteuert (Wagner 2002 b). Mehrere aufeinander folgende Jahre ohne Austrocknung der Gewässer könnten zu einem Anstieg der Dichten von *Agapetus fuscipes* geführt haben. Auf die besondere Bedeutung von Refugialräumen für die Wiederbesiedlung austrocknender Gewässerstrecken wird in Teil 7.11 eingegangen. Eine geringe Austrocknungstoleranz der Gelege von *Agapetus fuscipes* kann aufgrund der Befunde nicht ausgeschlossen werden. Gerade diese Gelege könnten jedoch von besonderer Bedeutung für den Erhalt der Populationen in austrocknenden Gewässerabschnitten sein.

Die Experimente des dritten Untersuchungsteils machen deutlich, dass die Besiedlung von Gewässern mit stark schwankenden Abflüssen erhöhte Mortalitätsraten mit sich bringt. Die Hauptuntersuchungsgewässer Grubenbach und Albach lassen sich diesem Typ zuordnen, der Quellbach bei Rauischholzhausen dem konstant schüttenden Typ. Bereits die Anzahl geschlüpfter Imagines pro Flächeneinheit macht große Unterschiede zwischen den Gewässern deutlich (vgl. Kapitel 5.3.2.1). So schlüpfen im konstant schüttenden Gewässer in Rauischholzhausen fast doppelt so viele Tiere wie im Albach und fast 16 mal soviel wie im Grubenbach.

Die im Grubenbach festgestellte hohe Mortalitätsrate während der Larvalphase von *Synagapetus iridipennis* tritt keinesfalls in jedem Jahr auf. So kann Fischer (1995, siehe Anhang 1.10) für das Jahr 1995 einen deutlich stärkeren Imaginalschlupf dieser Art belegen. Fehlende ergiebige Niederschlagsereignisse führen 1998 zu einer starken Anreicherung von Feinsedimenten auf den steinigen Substraten. Diese könnten die hohe Mortalität im Untersuchungsjahr erklären.

7.8 Die Bedeutung der Wassertemperatur

Die Bedeutung der Wassertemperatur für die Besiedlung durch die Arten ist Gegenstand des experimentellen Untersuchungsteils. Durch die kontinuierlichen Temperatureaufzeichnungen (vgl. Kapitel 2.2) an den Hauptuntersuchungsgewässern im zweiten Untersuchungsteil ist eine Überprüfung der Ergebnisse unter Freilandbedingungen und somit ein Abgleich der fundamentalen mit der realisierten Nische möglich. Um Auswirkungen der Temperatur auf die Entwicklung der Arten unter Freilandbedingungen zu untersuchen, werden Emergenzfallen eingesetzt. Diese werden von Marten und Zwick (1999) für Analysen phänologischer Aspekte als sehr geeignet angesehen.

Während der Larvalhälterung werden die steinigen Substrate stetig durch neue aus den Untersuchungsgewässern ersetzt. Ein indirekter Einfluss der Wassertemperatur über die quantitative Zusammensetzung der epilithischen Aufwüchse, wie er von Backhaus (1968) oder Kann (1988) beschrieben wird, kann somit weitgehend ausgeschlossen werden.

Vor und während der Verpuppung ist der Energieaufwand der Organismen besonders hoch. Gleichzeitig steigen die Wassertemperaturen witterungsbedingt während der Puppenphase an, was den Energieaufwand weiter erhöht. Wenn die Wassertemperatur die Verbreitung der Arten bestimmt, so sollte diese Lebensphase eine besonders sensible bezüglich des Wirkens dieses Parameters darstellen. Aus diesem Grund wird diese Lebensphase für die Untersuchung ausgewählt. Auf die Besonderheiten der Spicipalpia-Puppen in diesem Zusammenhang wird in Kapitel 3.4.3 eingegangen.

7.8.1 Dauer der Puppenphase

Bei allen drei untersuchten Arten verkürzt sich die Dauer der Puppenphase bei zunehmender Temperatur. Eine solche Temperaturabhängigkeit wird bei verschiedenen Trichopterenarten nachgewiesen (Jones 1976, Becker 1987, Wagner 1990 b, Hoffmann 1997). Sweeney (1993) kann für *Glossosoma nigrior* eine Abhängigkeit feststellen.

Durch höhere Temperaturen findet eine Synchronisation des Schlupfes statt. Austrocknungsereignissen gehen steigende Wassertemperaturen voraus, wie die Temperaturganglinie für den Albach exemplarisch belegt. Diese führen bei allen drei Arten zu einer früheren Verpuppung und zum deutlich früheren Schlupf. Da die Austrocknung eines Gewässers keinesfalls schlagartig erfolgt, stellt eine rasche Entwicklung, eine kurze Imaginalphase vorausgesetzt, eine Voraussetzung für eine Eiablage in noch wasserführenden Bereichen des Gewässers dar. Neben der temperaturbedingten Verkürzung der Puppenphase trägt auch die Verkürzung durch die Austrocknung (vgl. Kapitel 6.3.5.3) zur Erreichung dieses Ziels bei.

Die im ersten Teil der Untersuchung belegten deutlichen Unterschiede in der Schlupfphänologie von *Agapetus fuscipes* in Abhängigkeit vom Gewässer (Kapitel 5.3.2.3) lassen sich durch die Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung erklären. So herrschen im Quellbach bei Rauischholzhausen ganzjährig praktisch konstante und somit im Frühjahr und Sommer vergleichsweise niedrige Wassertemperaturen vor (siehe Temperaturganglinie Kapitel 2.2.4). Im Albach kommt es hingegen von Februar an zu einer fast kontinuierlichen Erwärmung des Wasserkörpers, die erst im Juli ihr Maximum erreicht. Diese Erwärmung sollte eine Beschleuni-

gung der Entwicklung mit den beschriebenen Synchronisationseffekten zur Folge haben.

Eine Synchronisation des Imaginalschlupfes in astatischen Gewässern beschreibt auch Timm (1993) für die Simuliidae *Simulium (Nevermannia) venum*. Scheifhacken (2000 b, siehe Anhang 1.21) kann eine deutliche Synchronisation bei den beiden Beraeidenarten *Ernodes articularis* und *Beraea maurus* in Helokrenen feststellen und interpretiert diese als Strategie zum Zwecke der Partnerfindung.

Die vorliegenden Ergebnisse sind auch geeignet, die immer wieder beschriebenen Desynchronisationseffekte mit zunehmender Quellnähe zu erklären (Tobias 1967, Svensson 1972, Gumpel 1976, Fischer et al. 1998). Mit ihnen geht eine Verlängerung der Entwicklungszeit einher (Tobias 1967, Fischer et al. 1998). Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse ist sowohl eine Desynchronisation als auch eine Verzögerung des Imaginalschlupfes bei niedrigen und konstanten Temperaturen zu erwarten. Eine zeitliche Separation (Grant & Mackay 1969) der untersuchten Arten, wie diese etwa nach dem Monardschen Prinzip (zitiert nach Zwick 1993) zu fordern wäre, liegt nicht vor. Nach diesem Prinzip schließen sich eng verwandte Arten im gleichen Lebensraum entweder aus oder treten zeitlich nacheinander gestaffelt auf. Hieraus kann eine reproduktive Isolation (Tauber & Tauber, zitiert nach Ridley 1987) resultieren. Die festgestellten Unterschiede resultieren jedoch aus den unterschiedlichen Temperaturregimes der Gewässer. In ein und demselben Gewässer schlüpfen die Arten hingegen zeitgleich. Auch eine tageszeitliche Separation aufgrund unterschiedlicher tagesperiodischer Schlüpfaktivität mit anschließender Paarung, wie von Tobias (1971) für zwei *Agapetus*-Arten beschrieben, kann in diesem Fall ausgeschlossen werden (vgl. Kapitel 3.4.1.2).

Auf den Einfluss von Wassertemperatur und Licht als tageszeitlicher Stimulus wird in Kapitel 3.4.1.2 eingegangen. Die Auslösung des Imaginalschlupfes durch zwei Stimuli (Fischer 1995, siehe Anhang 1.7) kann als Anpassung an den Lebensraum Quelle interpretiert werden. Quellen, die durch große tiefliegende Aquifere gespeist werden, besitzen im Austrittsbereich keine oder eine nur geringe Temperaturamplitude. Ein Beispiel hierfür stellt der Quellbach bei Rauischholzhausen dar. Eine tagesperiodische Erwärmung des Wasserkörpers kann auch im Hypokrenal an kühlen Tagen gänzlich ausfallen. Somit stellt die Nutzung des Lichts als Stimulus für den Imaginalschlupf neben der Temperatur eine geeignete Strategie zur Besiedlung dieses Lebensraums dar.

7.8.2 Schlupfrate

Sowohl *Agapetus fuscipes* als auch *Synagapetus iridipennis* erreichen die höchsten Schlupfraten bei 15°C. Während *Synagapetus iridipennis* bei dieser Temperatur ein deutliches Optimum hat, erreicht *Agapetus fuscipes* hohe Schlupfraten auch bei 12°C. *Synagapetus moselyi* besitzt den größten Toleranzbereich auch gegenüber diesem Faktor. Diese Art erreicht unter allen Hälterungsbedingungen ähnlich hohe Schlupfraten. Der weite Toleranzbereich kann als Anpassung an die Besiedlung von Gewässern mit stark schwankenden Wasserständen interpretiert werden. Mit einem unausgeglichene Abflussregime gehen schwankende Wassertemperaturen einher. Besonders während der Puppenphase sind diese weitgehend witterungsabhängig und somit unvorhersehbar (vgl. auch Temperaturanglinie des Albachs in Kapitel 2.2.3). Eine weitgehende Temperaturunabhängigkeit während dieser Entwicklungsphase ist für die erfolgreiche Besiedlung dieses Lebensraumes aus diesem Grund besonders bedeutsam.

Erhöhte Mortalitätsraten bei niedrigen Temperaturen werden auch von Wagner (1990 b) für *Sericostoma personatum* sowie von Hoffmann (1997) für *Lasiocephala basalis*

beschrieben. *Lasiocephala basalis* kann die Entwicklung bei 5°C Hälterungstemperatur nicht mehr erfolgreich abschließen.

7.8.3 Schlupfgröße

Bezüglich der Entwicklung von Körpergröße und Gewicht in Abhängigkeit von der Wassertemperatur zeigen beide *Synagapetus*-Arten eine einheitliche Tendenz. Hohe Temperaturen führen zu kleinen, niedrige Temperaturen zu großen Tieren.

Betrachtet man dieses Ergebnis unter dem Aspekt der Austrocknung, so sollten bei nicht drohender Austrocknung (niedrige Temperaturen mit geringer Amplitude) vergleichsweise wenige, jedoch besonders große Tiere mit einer hohen Fitness entstehen. Diese finden günstige Bedingungen für die Eiablage vor (K-Strategie). Austrocknung und der damit verbundene Temperaturanstieg führen zu vielen kleinen Tieren. Hier könnte es primär darum gehen, geeignete Stellen für die Eiablage zu finden und möglichst schnell zur Eiablage zu kommen. Eine Verteilung des Risikos auf viele kleine Individuen (r-Strategie) erscheint in diesem Fall die geeignete Strategie (Mc Arthur & Wilson 1967, Pianka 1970).

Wagner (1990 a, 1992) stellt für *Chaetopteryx villosa* fest, dass in Quellnähe bei relativ niedriger Temperatur und geringen Temperaturschwankungen besonders viele Imagines schlüpfen, diese jedoch kleiner sind. Quellfern schlüpfen hingegen deutlich weniger aber größere Tiere. Er stellt dem Erfolg der Population (hohe Individuenzahlen) den Erfolg des einzelnen Individuums (hohes Individualgewicht) gegenüber. Als Grund für die festgestellten Unterschiede nennt Wagner die Temperatur (vgl. auch Illies 1979, Zwick 1984). Salas & Dudgeon (2001) verweisen auf die großen Schwierigkeiten bei der Trennung der Parameter „Temperatur“ und „Nahrungsangebot“, da neben dem unmittelbaren Wirken beider Parameter auf das Wachstum auch eine Beeinflussung des Nahrungsangebotes durch die Temperatur bestehe.

Setzt man Quellnähe mit niedrigen, Quellferne mit hohen Temperaturen gleich, so würde von den untersuchten Arten *Synagapetus moselyi* den höchsten Schlupferfolg quellnah erzielen. Anders als bei *Chaetopteryx villosa* wären die geschlüpften Imagines beider *Synagapetus*-Arten in Quellnähe jedoch aufgrund der niedrigen Temperaturen besonders groß.

Agapetus fuscipes wird am größten bei etwa 12°C und erreicht bei dieser Temperatur auch hohe Schlupfraten. Tiere dieser Art werden bei tagesperiodischen Wechseltemperaturen besonders klein, erreichen jedoch bei diesen einen hohen Schlupferfolg.

Einen Einfluss tageszeitlicher Wechseltemperaturen belegt auch Wagner (1990a, 1992) für *Chaetopteryx villosa*. Tiere dieser Art entwickeln sich bei Wechseltemperaturen schneller. Für die Weibchen kann eine Zunahme der Körpergröße unter diesen Bedingungen festgestellt werden.

Eine jahreszeitlich deutliche Abnahme der Körpergröße kann unter Freilandbedingungen für alle drei untersuchte Arten belegt werden. Die experimentellen Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung legen einen Zusammenhang zwischen jahreszeitlicher Temperaturzunahme und Abnahme der Körpergröße nahe.

Dass es sich hierbei jedoch nicht um den einzigen Grund für die Abnahme der Körpergröße handeln kann, belegen die Ergebnisse für *Agapetus fuscipes* im Quellbach bei Rauschholzhausen. Das Gewässer zeichnet sich durch eine fast konstante Wassertemperatur von 8°C mit einer leichten Tendenz zur Erwärmung in den Sommermonaten aus. Im Labor schlüpfen jedoch die größten Individuen dieser Art bei 12°C. Die sommerlich leichte Erwärmung müsste also zu größeren Tieren führen, tatsächlich werden die Tiere jedoch ebenso wie in den anderen Gewässern kleiner.

Die Temperatur alleine kann also das Kleinerwerden nicht erklären. Hier scheint vielmehr eine Nahrungslimitierung durch die im Jahresverlauf zunehmende Beschattung der Gewässer eine weitere Rolle zu spielen.

Eine Abnahme der Körpergröße der schlüpfenden Imagines im Jahresverlauf ist für zahlreiche Arten unterschiedlicher Ordnungen belegt. Für die Trichopteren seien die Arbeiten von Wagner (1986), Mey (1992) oder Hoffmann (1997) genannt. Hoffmann kann für die Art *Lasiocephala basalis* eine Abnahme der Körpergröße von 5-7% feststellen. Mey stellt hingegen für *Glossosoma conformis* eine deutlich größere Abnahme der Körperlänge von 23% bei den Männchen und 27% bei den Weibchen fest. Bei den untersuchten Glossosomatidenarten liegen die Größenänderungen zwischen 12,5% für *Agapetus fuscipes* und 24% für *Synagapetus moselyi* und damit im Bereich der von Mey festgestellten Unterschiede. Aufgrund der deutlich stärkeren Abnahmen der Körpergrößen von Weidegängern und Feinpartikelfressern, die auch durch Untersuchungen von Zwick (1977), Illies (1979) oder Vannote & Sweeney (1980) an Arten anderer Ordnungen belegt sind, hält Hoffmann einen weiteren Effekt infolge der Änderung der Nahrungsgrundlage für denkbar. Dieser könnte die Größenabnahme von *Agapetus fuscipes* im Quellbach bei Rauischholzhausen erklären. Durch Enclosure-Experimente von Wagner (2002 a) wird diese Hypothese gestützt. Wagner stellt unter experimentellen Bedingungen fest, dass die Faktoren „Nahrungsqualität“ und „Wassertemperatur“ die Körpergröße und das Gewicht von *Chaetopteryx villosa* bestimmen. Da unter natürlichen Bedingungen die Ressource Nahrung für Individuen der untersuchten Art im Überfluss zur Verfügung steht, spielt die Wassertemperatur die entscheidende Rolle.

7.8.4 Das Geschlechterverhältnis

Für alle drei Arten kann festgestellt werden, dass bei niedrigen Hälterungstemperaturen ein hoher Anteil an Männchen, bei hohen Temperaturen hingegen ein hoher Anteil an Weibchen schlüpft (Kapitel 6.3.3.5). Unter Freilandbedingungen schlüpfen zu Beginn der Schlupfperiode mehr Männchen, gegen Ende der Periode mehr Weibchen. Dieser Unterschied ist bei beiden *Synagapetus*-Arten signifikant, bei *Agapetus fuscipes* höchst signifikant. Ein solches früheres Schlüpfen der Männchen ist auch aus anderen Jahren beschrieben (Fischer 1995, siehe Anhang 1.6). Mindestens für die beiden *Synagapetus*-Arten kann ein vorzeitiger Schlupf der Männchen aufgrund unterschiedlicher Entwicklungsraten der Geschlechter (vgl. Kapitel 6.3.3.5) ausgeschlossen werden.

Ein jahreszeitlich früherer Schlupf der Männchen im Unterschied zu den Weibchen ist für mehrere Trichopterenarten bekannt (Novak & Sehnal 1963, Corbet 1966, Tobias 1971, Svensson 1972, Singh et al. 1984, Scheifhacken 2000 b (siehe Anhang 1.22)). Svensson (1972) stellt einen Zusammenhang zwischen dem Entwicklungszustand der Eier beim Schlupf der Weibchen und dem Paarungszeitpunkt fest. Weibchen mit weit entwickelten Eiern paaren sich bald nach dem Schlupf und besitzen eine kurze Imaginalphase. Ein früherer Schlupf der Männchen kann besonders bei Paarungen kurz nach dem Schlupf von Vorteil sein. Einerseits kann so eine vollständige Aushärtung vor der Paarung sichergestellt werden. Andererseits sollte eine Präsenz noch vor dem Eintreffen der Weibchen die Chancen für eine erfolgreiche Partnerfindung erhöhen.

Wagner (2002 a) belegt für *Chaetopteryx villosa* Unterschiede zwischen den Geschlechtern während der Larvalentwicklung. Danach durchlaufen die Weibchen vergleichsweise schnell die Larvenstadien 1 bis 3 und verharren schließlich lange im Larvenstadium 4 und 5. Wagner interpretiert dies als sinnvolle Strategie, da die Weibchen so durch das zunächst schnelle Wachstum einen großen Körper entwik-

keln können, der dann während der langen Verweilzeiten im Stadium 4 und 5 mit Eiern befüllt werden kann.

Überträgt man diese Befunde auf das Temperaturexperiment, so müssten die Weibchen länger in den letzten Larvenstadien verharren. Bei suboptimalen Bedingungen sollte dies zu höheren Mortalitätsraten der Weibchen im Vergleich zu der der Männchen führen. Bei hohen Wassertemperaturen und damit niedrigen Mortalitätsraten käme es hingegen zu einer Angleichung des Geschlechterverhältnisses. In diesem Sinne ließe sich auch der scheinbar frühere Schlupf der Männchen im Freiland erklären. Auch hier könnten höhere Mortalitätsraten bei den Weibchen durch längeres Verharren in den letzten Larvalstadien verantwortlich sein.

7.9 Die Bedeutung gewässerchemischer Parameter

Die von *Synagapetus iridipennis* besiedelten Gewässer zeichnen sich durch einen besonders hohen Sauerstoffgehalt aus. Die Sauerstoffgehalte der von *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* besiedelten Gewässer liegen im Mittel deutlich darunter.

Beide *Synagapetus*-Arten erreichen signifikant positive Korrelationen zwischen Besiedlungsdichte und diesem Parameter, *Agapetus fuscipes* hingegen nicht. Der von *Synagapetus iridipennis* erreichte Korrelationskoeffizient ist dabei am höchsten. Die besondere Bedeutung dieses Parameters für das Vorkommen dieser Art wird auch durch die Ergebnisse der multivariaten Analysen unterstrichen.

In allen untersuchten Gewässern liegt der Sauerstoffgehalt bei über 90%. Bei diesen vergleichsweise hohen Werten ist eine unmittelbare Reaktion des Organismus auf Sauerstoffmangel kaum zu erwarten. Der Parameter Strömung beeinflusst sowohl die Besiedlung durch die Arten als auch den gemessenen Sauerstoffgehalt. Ein direkter Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt und der Besiedlung muss somit keinesfalls vorliegen.

Die besondere Bedeutung des Parameters „Sauerstoffgehalt“ während der Puppenphase der Spicipalpia wird in Kapitel 3.4.3 beschrieben.

Einen sehr deutlichen Einfluss auf die Verbreitung hat der pH-Wert. Keines der Gewässer mit einem pH-Wert unter 6,8 ist von den Arten besiedelt. Noch empfindlicher als *Agapetus fuscipes* verhalten sich die beiden *Synagapetus*-Arten, die in keinem Gewässer unter pH 7,1 vorkommen. Den höchsten negativen Korrelationskoeffizienten erreicht *Synagapetus iridipennis*.

Die hohe Empfindlichkeit der Arten gegenüber niedrigen pH-Werten wird durch verschiedene Untersuchungen belegt. So kann Hahn (2000) bei einer Untersuchung an 33 Quellen des Pfälzerwaldes *Agapetus fuscipes* nur in nicht sauren Quellen vorfinden, gleiches gilt für den Nationalpark Harz (Langheinrich 2002). Braukmann (1994), zitiert nach Schmedtje (1999), bestätigt durch die Zuordnung unterschiedlicher Versauerungszahlen die festgestellten Unterschiede zwischen den Arten. Während die Art *Agapetus fuscipes* als mäßig säureempfindlich eingestuft wird (Versauerungszahl 2), charakterisiert der Autor *Synagapetus iridipennis* sowie die Gattung *Synagapetus* als säureempfindlich und nur in permanent nicht sauren Gewässern vorkommend (Versauerungszahl 1).

Die Korrelationskoeffizienten zu den Parametern „Leitfähigkeit“ und „Calciumgehalt“ sind für alle drei Arten sehr gering. Die von Illies (1952b) vermutete Bindung von *Synagapetus iridipennis* an kalkreiche Gewässer (vgl. Kapitel 3.2.3) kann nicht bestätigt werden.

Gegenüber Nährstoffbelastungen sind beide *Synagapetus*-Arten besonders empfindlich. Dies gilt insbesondere für den Parameter „P-Orthophosphat“, zu dem *Synagapetus iridipennis* eine deutlich negative, *Synagapetus moselyi* eine negative Korrelation aufweist. Gleiches gilt auch für N-Ammonium, wobei hier *Synagapetus moselyi* eine höhere negative Korrelation als *Synagapetus iridipennis* besitzt. Die hohe Empfindlichkeit beider Arten gegenüber hohen Nährstoffkonzentration kann auch mit Hilfe multivariater Verfahren bestätigt werden.

Über den Nachweis anorganischer Belastung (Trophie) kann keinesfalls auf das Vorliegen organischer Belastungen (Saprobie) geschlossen werden. Die hohe Sensibilität insbesondere der beiden *Synagapetus*-Arten gegenüber anorganischer Belastung macht jedoch auch das Vorliegen einer solchen gegenüber organischer Belastung wahrscheinlich. Die Ergebnisse stützen insofern die von Moog (1995) vorgenommenen saprobiellen Einstufungen der Arten. Auch die höhere Empfindlichkeit der beiden *Synagapetus*-Arten ist aus den Ergebnissen ableitbar. Aufgrund der unterschiedlichen Sauerstoffansprüche der *Synagapetus*-Arten wäre eine weitere Differenzierung zwischen diesen Arten bei den Einstufungen möglich. Dies gilt insbesondere für die in der DIN 38410 (Normenausschuss Wasserwesen (NAW) im DIN Deutsches Institut für Normung e.V., in prep.) vorgenommene identische Einstufung aller drei Arten.

7.10 Die Bedeutung verfügbarer Nahrungsressourcen

Eine Dichtelimitierung in Abhängigkeit von der verfügbaren Fläche wird in verschiedenen Teilen der Untersuchung deutlich. So kann beispielsweise in Kapitel 6.3.1 festgestellt werden, dass unter Freilandbedingungen keine der angebotenen Tonkacheln von mehr als 9 Larven besiedelt wird. Für einen Quadratmeter Kachelfläche entspricht dies einer maximalen Besiedlungsdichte von 1391 Tieren. Diesem Wert stehen reale Schlüpfzahlen von 2128 im Quellbach bei Rauischholzhausen, von 533 im Albach und 135 im Grubenbach pro Quadratmeter Bachfläche gegenüber.

Ebenso lassen sich die im Jahresverlauf kleiner werdenden Imagines, wie in Kapitel 7.8 ausgeführt, nicht alleine durch Unterschiede in der Wassertemperatur erklären. Da auch keine anderen Parameter dafür erkennbar verantwortlich gemacht werden können, muss eine Ressourcenlimitierung als Grund angenommen werden.

Um dies zu überprüfen, werden im Rahmen eines Konkurrenzversuchs zwei Arten, für die aufgrund der bisherigen Ergebnisse die größte Nischenüberlappung angenommen werden kann, einem intra- als auch interspezifischen Konkurrenzverhältnis ausgesetzt. Es handelt sich um *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*. Die Ergebnisse des durchgeführten Konkurrenzversuchs belegen das Vorliegen einer Dichtelimitierung. Während der Versuchsdauer gleichen sich die extrem unterschiedlichen Ausgangsdichten sehr stark an. Imagines, die aus einer höheren Dichte stammen, werden kleiner und leichter als Vergleichstiere. Im Durchschnitt schlüpfen pro Hälterungsgefäß 26,2 Imagines, was einem Schlupf von 655,5 Tieren pro m² Fläche entspricht. Dieser im Vergleich zum Tonkachelexperiment geringere Wert, lässt sich mit dem verfügbaren Nahrungsangebot erklären. Da ja gerade der Einfluss der Ressource „Nahrung“ untersucht werden soll, wird während der Versuchsdauer auf eine Fütterung in Form eines Austauschs der Aufwuchsträger verzichtet. Ein schlechteres Wachstum des Biofilms unter Laborbedingungen kann nicht ausgeschlossen werden.

Unter den gewählten Versuchsbedingungen ist *Agapetus fuscipes* eindeutig die konkurrenzstärkere Art. Sie schafft es nicht nur, *Synagapetus moselyi* weitgehend zu verdrängen, sondern auch, die freiwerdenden Ressourcen für sich zu nutzen. So werden unter Konkurrenzbedingung schlüpfende Imagines durchweg größer als unter Nicht-Konkurrenzbedingung gehälterte Tiere gleicher Anzahl. In Analogie dazu werden die schlüpfenden *Synagapetus moselyi*-Imagines kleiner.

Überträgt man diese Ergebnisse auf das Freiland, so sollte unter konstanten Bedingungen *Agapetus fuscipes* die Art *Synagapetus moselyi* verdrängen. Tatsächlich kommt in den vier Untersuchungsgewässern, in denen keine Reduzierung des Abflusses zu verzeichnen ist, ausschließlich *Agapetus fuscipes* vor.

Die Bedeutung der Nahrungsaufnahme wird auch für die Imaginalphase getestet. Es kann eine insgesamt kurze Imaginalphase von durchschnittlich etwa 10 Tagen festgestellt werden. Zwischen den Arten gibt es, wie auch zwischen den Geschlechtern, keine nennenswerten Unterschiede. Hingegen kann die Lebenserwartung durch Fütterung mit einer Honigwasserlösung bei allen drei Arten höchst signifikant erhöht werden. Sie steigt dabei von etwa 5 bis 7 Tagen auf 11 bis etwa 19 Tage.

Eine Vielzahl der gehälterten Imagines sucht nach erfolgter Fütterung die Stellen des Hälterungsgefäßes auf, die mit Honigwasserlösung benetzt sind.

Eine Nahrungsaufnahme bei Trichopteren während der Imaginalphase ist vielfach belegt (Crichton 1957, Malicky 1973). Auch eine Verlängerung der Imaginalphase ist bereits für verschiedene Arten nachgewiesen (Döhler 1914, Malicki 1973, Nozaki & Shimada 1995). Hoffmann (1997) stellt eine positive Beeinflussung der Reproduktion der Weibchen durch Nahrungsaufnahme für die Art *Lasiocephala basalis* fest.

Bei insgesamt 4 untersuchten Imagines von *Agapetus fuscipes* kann Burkhardt (1983) hingegen keine Aufnahme von Fructose nachweisen. Als Nachweismethode nutzt er die Reaktion von Fructose mit „kaltem“ Anthon (Van Handel 1972).

Die festgestellten jahreszeitlichen Größenunterschiede der Imagines werden im zweiten Teil der Untersuchung zur Altersbestimmung sich paarender und eiablegenden Imagines der beiden *Synagapetus*-Arten herangezogen (vgl. Kapitel 5.3.2.7). Einschränkungen zur Anwendbarkeit der gewählten Methode werden bereits in genanntem Kapitel dargestellt. Dabei wird eine durchschnittliche Imaginaldauer der Männchen von 16 (*Synagapetus iridipennis*) und 9 Tagen (*Synagapetus moselyi*), für die Weibchen zwischen 24 (*Synagapetus iridipennis*) und 21 Tagen (*Synagapetus moselyi*) ermittelt. Eine Eiablage unmittelbar nach der Paarung kann aufgrund der Ergebnisse wahrscheinlich gemacht werden.

Die ermittelte Dauer der Imaginalphase deckt sich weitgehend mit den im Labor ermittelten Werten der gefütterten Tiere.

Ein ganz anderes Bild zeichnet Castro (1975) für die Art *Agapetus fuscipes*. Danach paaren sich die Tiere bereits am ersten Tag nach dem Schlupf, die Eiablage findet wenige Tage später statt. Auch Tobias (1967) gibt für die Art eine baldige Kopulation nach dem Schlupf an. Die durchschnittliche Dauer der Imaginalphase beträgt nach Angaben von Castro etwa 4 Tage. Im Rahmen dieser Untersuchung wird hingegen eine durchschnittliche Lebensdauer der nicht gefütterten Tiere von 6,93 Tagen unter Laborbedingungen ermittelt.

Lange Imaginalphasen stellen eine mögliche Strategie dar, Austrocknungsereignisse zu überdauern und so astatische Gewässer zu besiedeln (Novak & Sehnal 1962, Crichton 1971, Crichton 1988, Foltyn 2000, Sommerhäuser 2000). Eine solche Strategie liegt bei den untersuchten Arten nicht vor. Sie lassen sich vielmehr aufgrund der Schlupfphänologie und der ermittelten Dauer der Imaginalphase dem Typ mit kurzer Flugperiode im Sommer zuordnen (Crichton 1971, Sommerhäuser 2000).

Ein Teil der gehäuterten Imagines ist mit Milben der Familie Hydrophantidae befallen. Der Befall bewirkt eine sehr signifikante Verkürzung der Lebensdauer. Martin (2000) beschreibt den Befall von *Agapetus fuscipes* durch die Wassermilbenart *Pritzia eximia* (Protz 1896), die ebenfalls zur Familie der Hydrophantidae gehört.

7.11 Erklärung der regionalen Verbreitungsmuster

Die untersuchten Glossosomatidenarten unterscheiden sich in ihrer ökologischen Nische mehr oder minder deutlich. Die geringste Nischenüberlappung mit den anderen untersuchten Arten zeigt *Synagapetus iridipennis*.

Die Art kann aufgrund der vorliegenden Befunde als Art breiterer und tieferer Waldbäche mit gröberen steinigen Substraten, höheren Strömungsgeschwindigkeiten und hohen Sauerstoffgehalten charakterisiert werden. Schnelle und eher plötzlich auftretende Austrocknungsereignisse, wie sie für quellnahe Bereiche typisch sind, verträgt die Art aufgrund geringer Toleranzen im Puppenstadium schlecht. Auch das Temperaturoptimum von 15°C während der Puppenphase charakterisiert die Art als Besiedler quellfernerer Bereiche.

Eine größere Nischenüberlappung kann für die Arten *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* festgestellt werden.

Synagapetus moselyi kann als eine typische Art kleiner Waldbäche mit feineren, jedoch steinigen Substraten mit der Tendenz zur sommerlichen Austrocknung beschrieben werden. Hingegen besiedelt *Agapetus fuscipes* auch Lichtungen und Kahlschläge, bevorzugt flachere breite Gewässer mit niedrigerer Strömungsgeschwindigkeit. Sie zeigt eine deutlich geringere Bindung an steinige Substrate als beide *Synagapetus*-Arten und besitzt ein Temperaturoptimum bei etwa 12°C während der Puppenphase.

Die große Nischenüberlappung der beiden Arten *Synagapetus moselyi* und *Agapetus fuscipes* resultiert aus dem weiten Toleranzbereich von *Synagapetus moselyi* gegenüber einer Reihe von Parametern. Dies gilt besonders für die Parameter „Strömung“, „sommerliches Abflussverhalten“ und „Wassertemperatur“. Der weite Toleranzbereich befähigt die Art, austrocknende Gewässer zu besiedeln. Er darf also keinesfalls als Euryökie interpretiert werden, sondern stellt vielmehr die eigentliche Spezialisierung der Art dar, welche die Besiedlung des Lebensraumes ermöglicht. Im Ergebnis führt dieser weite Toleranzbereich dennoch zu der beschriebenen breiten Nischenüberlappung mit *Agapetus fuscipes*.

Wie verhalten sich nun beide Arten wenn sie syntop vorkommen? Um diese Frage zu beantworten, sind zwei Ausprägungen des Lebensraums zu unterscheiden. Im konstant schüttenden Quellbach sollten, wie eingehend beschrieben (Peckarsky 1983), biotische Interaktionen die Artenzusammensetzung prägen. *Agapetus fuscipes* ist die eindeutig konkurrenzstärkere Art. Diese Art sollte im konstanten Lebensraum *Synagapetus moselyi* über kurz oder lang verdrängen. Anders in einem durch Astasie geprägten Lebensraum. Hier besitzt aufgrund der ausgeprägten Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase *Synagapetus moselyi* entscheidende Vorteile. Auch *Synagapetus iridipennis* wäre in diesem Lebensraum gegenüber *Agapetus fuscipes* aufgrund dieser Toleranz überlegen. Je häufiger und je intensiver der Lebensraum austrocknet, umso deutlicher sollten beide *Synagapetus*-Arten überwiegen. Andererseits trocknen die betrachteten Gewässer nicht von der Quelle bis weit in die Epirhithralbereiche gleichsam vollständig aus. Vielmehr gibt es in aller Regel Bereiche, wie die eigentliche Quelle, Hangwasser aus seitlichen Quellaustritten, kolkähnliche Vertiefungen oder Epirhithralbereiche, die nie austrocknen und somit die Funktion von Refugialräumen übernehmen. Der euryöke Charakter von *Agapetus fuscipes*

erlaubt es der Art in diesen Bereichen auch in trockenen Jahren zu überleben und in feuchteren Jahren in die Bereiche der *Synagapetus*-Arten vorzustoßen. Die geringe Bindung der untersuchten Entwicklungsstadien an Substrattypen, Strömungsverhältnisse oder Vegetation sowie die Konkurrenzstärke der Art sind dafür wichtige Voraussetzungen.

Betrachtet man die Verteilung der Arten im Untersuchungsgebiet, so wird zunächst das Fehlen aller drei Arten im Zentrum des Areals deutlich. Hierbei handelt es sich um Gewässer des Burgwaldes und damit des mittleren Buntsandsteins. Diese Gewässer zeichnen sich durch einen niedrigen pH-Wert deutlich unter 6,9 aus und kommen wohl alleine aus diesem Grund für eine Besiedlung nicht in Frage. Dass nicht der Buntsandstein als solcher, sondern ein davon abgeleiteter Parameter für die mangelnde Besiedlung verantwortlich sein muss, belegen die zum Teil hohen Dichten in Buntsandsteingewässern mit pH-Werten über 6,9, wie sie in Übergangsbereichen zum unteren oder oberen Buntsandstein vorzufinden sind. Die Gewässer des Vogelsberges sollten sich zumindest teilweise aufgrund des basaltischen Gesteins durch eine hohe Konstanz des Abflusses auszeichnen (nähere Angaben dazu in Kapitel 2.1.3.3). Gleiches gilt für nicht versauerte und nicht saure Gewässer des Buntsandsteins (2.1.3.2). In diesen Gewässern dominiert aufgrund der Konkurrenzstärke die Art *Agapetus fuscipes*. Insbesondere die untersuchten Gewässer des Vogelsberges sind in ihrem Abflussverhalten jedoch sehr unterschiedlich. Während vier Gewässer dem konstant schüttenden Typ zuzuordnen sind, lassen sich in sechs Gewässern schwankende sommerliche Abflüsse beobachten. Von den vier konstant schüttenden Gewässern werden drei von *Agapetus fuscipes* ausschließlich besiedelt, eines von keiner der Arten. Von den Gewässern mit der Tendenz zur Astasie sind es zwei Gewässer, die von *Agapetus fuscipes* ausschließlich, zwei die auch von *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi* sowie zwei die von keiner der Arten besiedelt werden.

Die das Untersuchungsareal diagonal durchziehende Hessische Senke nimmt hinsichtlich der Gewässerdichte eine Zwischenstellung ein (Briem 2003; vgl. auch Tabelle 2). Hinzu kommt die meist intensive ackerbauliche Nutzung, die für diesen Landschaftstyp charakteristisch ist. Hier zeigt *Agapetus fuscipes* die größte Toleranz gegenüber anorganischen Belastungen, was gegebenenfalls die Besiedlung dieses Landschaftstyps durch die Art erklären kann.

Gewässer des Rheinischen Schiefergebirges tendieren hingegen zu sommerlicher Austrocknung. Hier haben die beiden *Synagapetus*-Arten Vorteile. Die hohen Ähnlichkeiten in der Besiedlung des Untersuchungsgebietes durch diese beiden Arten werden mit Hilfe der multivariaten Auswertung dargestellt (vgl. Kapitel 4.3.1). Die längszonale Abfolge dieser Arten kann sich nicht in Unterschieden in den Verbreitungsmustern niederschlagen. Der stenökere Charakter der Art *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zu *Synagapetus moselyi* führt zur Besiedlung von weniger Gewässern durch diese Art.

Eine Erklärung der Verteilung der Arten durch eine differenzierte Beschreibung der ökologischen Nischen ist somit mit Einschränkungen möglich. So kann beispielsweise das vollständige Fehlen der *Synagapetus*-Arten im zentralen Bereich des Vogelsbergs (Burkhardt 1979, 1983) letztlich nicht erklärt werden. Becker (2001 b) kann für Larven von *Agapetus fuscipes* belegen, dass die Geschwindigkeit der Fortbewegung und die zurückgelegten Distanzen stark von der Rauigkeit des Substrates abhängen. Ein Einfluss der Rauigkeit des Substrats auf das Vorkommen der Arten wäre unter dem Aspekt der unterschiedlichen Köcherkonstruktionen (vgl. Kapitel 3.3.3) durchaus zu erwarten. Somit könnte das Fehlen von *Synagapetus* im Vogelsberg auch eine Folge der Rauigkeit der Substrate sein.

Dieses Beispiel macht den wohl wichtigsten Kritikpunkt am Konzept der ökologischen Nische deutlich. Das Konzept entzieht sich letztlich seiner Überprüfbarkeit durch seine n-Dimensionalität (Lampert & Sommer 1993). Egal, wie viele Faktoren auch untersucht werden, einen Parameter kann es immer geben, der übersehen wird und der für den entscheidenden Unterschied sorgt.

8 Zusammenfassung

8.1 Untersuchung regionaler Verbreitungsmuster zur Charakterisierung der Arten

Die Art *Synagapetus iridipennis* besiedelt mit 27 von 67 Gewässern die wenigsten im Untersuchungsgebiet (Kapitel 4.3.1). Aufgrund der Untersuchungsergebnisse kann die Art als ausgesprochen stenök charakterisiert werden. Die von *Synagapetus iridipennis* besiedelten Gewässer lassen sich durch die Gesteinsart in Abhängigkeit von der Geologie (karbonische und devonische Gesteine, siehe Kapitel 4.3.2), vom Uferbewuchs (Wald bzw. Waldrandlagen, Kapitel 4.3.4), von der Wassertiefe (im Mittel tiefere Gewässer, Kapitel 4.3.5), von den Sohlsubstraten (vorwiegend Steine zwischen 5 und 10 cm Größe, Kapitel 4.3.6), von der Stetigkeit in der Wasserführung (eher selten auftretende Austrocknungsereignisse, Kapitel 4.3.8), die Strömungsgeschwindigkeit (im Mittel 0,26 m/s, Kapitel 4.3.9), vom Sauerstoffgehalt (im Mittel fast 100 %) sowie vom pH-Wert (im Mittel 7,75, nie unter 7,1, Kapitel 4.3.11) charakterisieren.

Agapetus fuscipes besiedelt mit 43 der 67 Gewässer mit Abstand die meisten im Untersuchungsgebiet. Diese Art kann als vergleichsweise euryök charakterisiert werden. Kein Zusammenhang kann zwischen der Besiedlung durch die Art und den Parametern „Geologie“ und „Uferbewuchs“ nachgewiesen werden. Eine große Streubreite kann bei der Besiedlung hinsichtlich der Parameter „Gewässerbreite“ (30 - 300 cm, Kapitel 4.3.5) und „-tiefe“ (0,5 – 30cm), „Sohlsubstrate“, „Austrocknung“ (sämtliche Ausprägungen), „Strömungsgeschwindigkeit“ (0,01 - 0,69 m/s) und „Sauerstoffgehalt“ (93 - 111 %) nachgewiesen werden.

Synagapetus moselyi nimmt im Vergleich zu den anderen beiden Arten eine Mittelstellung ein. Diese Mittelstellung wird in der Anzahl besiedelter Gewässer (34), ihrer Ansprüche an bestimmte Gesteine in Abhängigkeit von der Geologie (neben Gesteinen des Devon und Karbon auch solcher von Trias und Tertiär), den besiedelten Substraten sowie den Strömungsgeschwindigkeiten (im Mittel 0,22 m/s) deutlich. *Synagapetus moselyi* lässt sich aufgrund der Untersuchungsergebnisse als Art kleinerer Gewässer (mittlere Breite 85 cm) mit niedrigen Wassertiefen (im Mittel 4,1 cm) beschreiben. Sie besiedelt zahlreiche, durch Austrocknungsereignisse beeinflusste Gewässer.

8.2 Beschreibung kleinräumiger Habitate zur Charakterisierung der Arten

Die Art *Synagapetus iridipennis* besiedelt deutlich bevorzugt die Gewässermitte. Zu den Ufern hin nehmen die Dichten dieser Art stark ab. Gleiches lässt sich, wenn auch mit niedrigerem Korrelationskoeffizienten, für *Synagapetus moselyi* feststellen. Hingegen kommt die Art *Agapetus fuscipes* deutlich gleichmäßiger verteilt vor (Kapitel 5.3.1.1).

Eng mit dem Parameter „Uferabstand“ korreliert ist der Parameter „Wassertiefe“. Damit lassen sich für diesen Parameter auch ähnliche Präferenzen der Arten erkennen. So besiedeln beide untersuchten *Synagapetus*-Arten auch im unmittelbaren Vergleich am selben Gewässer signifikant tiefere Stellen als *Agapetus fuscipes* (Kapitel 5.3.1.2).

Auch für diesen Parameter ist für *Agapetus fuscipes* keine besondere Bevorzugung einer bestimmten Wassertiefe ableitbar.

Der unmittelbare Vergleich der Arten hinsichtlich des Parameters „Strömung“ erbringt lediglich für einen Kartierungstermin im Dezember signifikante Unterschiede zwischen den Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*. Die Betrachtung der Korrelationskoeffizienten, bei denen sämtliche Wertepaare Berücksichtigung finden, belegt jedoch eine hohe Bedeutung dieses Parameters für die Besiedlung durch *Synagapetus iridipennis* sowie, leicht abgeschwächt, für *Synagapetus moselyi*. Während bei *Synagapetus iridipennis* eine Zunahme der Dichten bei steigender Strömung festgestellt werden kann, nehmen die Dichten bei *Agapetus fuscipes* und bei *Synagapetus moselyi* ab (Kapitel 5.3.1.3).

Bei der Betrachtung besiedelter Substrattypen lassen sich für alle drei Arten positive Korrelationen für steinige Substrate, negative für sonstige Substrate feststellen. Vergleichsweise hohe Korrelationen erreichen auch hier wieder die beiden *Synagapetus*-Arten, wobei von *Synagapetus iridipennis* eher die Korngröße 1 - 5 cm, von *Synagapetus moselyi* hingegen die Korngröße kleiner 1 cm besiedelt wird (Kapitel 5.3.1.4).

Die Arten besiedeln bevorzugt die Steinoberseiten. Steinunterseiten oder Steinseiten werden nur in geringen Anteilen zum Aufenthalt genutzt (Kapitel 5.3.1.5). Bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten wird sowohl von *Agapetus fuscipes* als auch von *Synagapetus moselyi* die strömungsabgewandte Steinseite besiedelt, also der Strömungsschutz gesucht. Dieser Zusammenhang kann für *Synagapetus iridipennis* nicht bestätigt werden (Kapitel 5.3.1.6).

Die Verpuppung findet sowohl bei *Agapetus fuscipes* als auch bei *Synagapetus iridipennis* im Vergleich zum Aufenthaltsort der Larven gleichmäßiger verteilt im Gewässer statt (Kapitel 5.3.1.1). *Synagapetus moselyi* zeigt hingegen eine hohe Korrelation zwischen Puppendichte und Uferentfernung (Kapitel 5.3.1.7).

Zur Verpuppung sucht *Synagapetus iridipennis* deutlich tiefere Stellen auf. Eine hohe Korrelation zur Wassertiefe ist auch hier für *Synagapetus moselyi* festzustellen, wobei sich diese Art wie auch *Agapetus fuscipes* nicht in größeren Wassertiefen verpuppt (Kapitel 5.3.1.2).

Bei allen drei Arten sind die Verpuppungsorte im Vergleich zum Larvenaufenthaltort durch niedrigere Strömungsgeschwindigkeiten charakterisiert (Kapitel 5.3.1.3).

Besonders hoch ist der Steinanteil an den Verpuppungsorten von *Synagapetus moselyi*, etwa gleich hoch bei den beiden anderen Arten. Während die Verpuppungsorte von *Synagapetus moselyi* sich durch einen hohen Anteil an Steinen kleiner 1 cm auszeichnen, ist die Kornfraktion 5 - 10 cm für *Synagapetus iridipennis* charakteristisch (Kapitel 5.3.1.4). Zur Verpuppung findet in der Regel ein Habitatwechsel weg von der Steinoberseite und hin zur Steinseite statt (Kapitel 5.3.1.5). Dabei kann für *Synagapetus moselyi* eine deutliche Bevorzugung der strömungsabgewandten, für *Agapetus fuscipes* der strömungszugewandten Seite festgestellt werden.

Die Anzahl schlüpfender Imagines ist zwischen den Gewässern sehr unterschiedlich. So schlüpfen im Untersuchungsjaar im Quellbach bei Rauischholzhausen 2128, im Albach 1123 und im Grubenbach nur 134 Individuen pro Quadratmeter Bachfläche (Kapitel 5.3.2.1).

Auch die jahreszeitlichen Schlupfverläufe sind zwischen den Gewässern teilweise unterschiedlich. So kann für die Art *Agapetus fuscipes* belegt werden, dass die Schlupfphänologie weniger art- als vielmehr gewässerabhängig ist (Kapitel 5.3.2.3).

Sowohl bei *Agapetus fuscipes* als auch bei *Synagapetus moselyi* ist der Anteil an Männchen deutlich erhöht. Bei allen drei Arten schlüpfen jahreszeitlich betrachtet

zunächst deutlich mehr Männchen. Im Laufe der Schlupfperiode erhöht sich langsam der Weibchenanteil (Kapitel 5.3.2.4).

Bei allen drei Arten sind die Weibchen deutlich schwerer als die Männchen, bei *Agapetus fuscipes* auch deutlich größer (Kapitel 5.3.2.6). Die jahreszeitlich früher schlüpfenden Tiere sind bei allen drei Arten deutlich größer als die später schlüpfenden (Kapitel 5.3.2.7). Durch die festgestellten jahreszeitlichen Größenunterschiede können Regressionsgeraden berechnet werden, mit deren Hilfe es möglich ist, ein theoretisches Lebensalter von Tieren im Freiland zu ermitteln, die entweder bei der Paarung oder bei der Eiablage gefangen werden. Das Alter dieser Tiere liegt zwischen 8 und 28 Tagen. Die Ergebnisse machen eine dichte Folge von Paarung und Eiablage wahrscheinlich.

Die Populationsentwicklung ist an den Untersuchungsgewässern unterschiedlich (Kapitel 5.3.3). So steigen die Individuenzahlen der Larven von *Synagapetus moselyi* im Albach noch zwischen April und Mai an. Im Grubenbach nehmen die Anzahlen hingegen bereits zwischen Dezember und Mai deutlich ab. Die Schlupfraten erreichen im Quellbach bei Rauischholzhausen 68,6%, im Albach 74,5%, im Grubenbach hingegen nur 23,7%.

In der Habitatwahl für die Eiablage (Kapitel 5.3.2.8) zeigt *Synagapetus iridipennis* die mit Abstand höchste Spezifität. Besonders hohe Korrelationen werden dabei zum Parameter „Strömung“ festgestellt, ebenfalls hohe zur Fraktion der Steine, wobei besonders die Fraktion von „Steinen kleiner 1 cm“ frequentiert wird. Die Korrelationen sind für *Synagapetus moselyi* ein wenig niedriger, belegen jedoch ähnliche Präferenzen der Art. *Agapetus fuscipes* erreicht nur zum Substrat „Steine kleiner 1 cm“ geringe Korrelationen. Die Art scheint bei der Habitatwahl für die Eiablage am wenigsten selektiv vorzugehen.

8.3 Experimentelle Untersuchungen zur Charakterisierung der Arten

8.3.1 Untersuchungen zur Strömungspräferenz der Arten

Die Arten unterscheiden sich in der Besiedlung unterschiedlicher Strömungsbereiche deutlich (Kapitel 6.3.1). So ist *Synagapetus moselyi* in der Lage, das gesamte dargebotene Strömungsspektrum in fast gleichen Dichten zu besiedeln. Dies betrifft auch Bereiche mit Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 m/s. Lediglich bei Strömungen von über 0,55 m/s werden die Besiedlungsdichten deutlich geringer.

Eine ähnlich gleichmäßige Besiedlung gelingt *Agapetus fuscipes*. Diese Art deckt jedoch nicht das gesamte Spektrum von *Synagapetus moselyi* ab. Geringere Dichten sind bei niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten unter 0,05 sowie deutlich geringere Dichten bei Strömungen über 0,45 m/s festzustellen. Maximale Besiedlungsdichten zeigt diese Art bei 0,1 m/s.

Die deutlichste Präferenz besitzt *Synagapetus iridipennis*. Die höchsten Besiedlungsdichten sind hier im Strömungsbereich um 0,2 m/s festzustellen, sehr geringe bei Strömungen unter 0,05 m/s. Hohe Strömungen über 0,45 m/s werden von der Art besiedelt, jedoch in geringeren Dichten.

Ein Vergleich der Strömungsgeschwindigkeiten des Angebotes besiedelbarer Bereiche und denen der tatsächlich besiedelten Kacheln erbringt keine Unterschiede. Auch ein Vergleich zwischen *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* an demselben Gewässer erbringt keine signifikanten Unterschiede.

8.3.2 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der Arten

Im Laufe der Versuchsdauer findet eine starke Angleichung der ursprünglich unterschiedlichen Individuendichten statt (Kapitel 6.3.2.1). Offensichtlich existiert eine Grenze maximaler Tragfähigkeit in Abhängigkeit von der Flächengröße. Dies kann auch durch die ermittelten Körpergrößen und Gewichte der geschlüpften Tiere bestätigt werden. Tiere aus einer höheren Ausgangsdichte werden deutlich kleiner und leichter als solche aus einer niedrigen (Kapitel 6.3.2.3).

Agapetus fuscipes kann durch den direkten Vergleich mit *Synagapetus moselyi* als die eindeutig konkurrenzfähigere Art charakterisiert werden (Kapitel 0). Sie erreicht dabei nicht nur die deutlich niedrigeren Mortalitätsraten, sondern profitiert auch von den frei werdenden Ressourcen. So werden die unter interspezifischer Konkurrenz gehälterten Tiere deutlich größer als jene unter intraspezifischen Bedingungen gleicher Dichte gehälterten.

8.3.3 Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung

Der Entwicklungserfolg von Individuen der Arten *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus iridipennis* ist stark abhängig von der Wassertemperatur (Kapitel 6.3.3.1). Während *Agapetus fuscipes* bei höheren Temperaturen (12 und 15°C) sehr niedrige Mortalitätsraten aufweist, sind diese für *Synagapetus iridipennis* nur bei 15 °C besonders gering. Diese Art zeigt hinsichtlich der Wassertemperatur die deutlichste Präferenz, *Synagapetus moselyi* hingegen die niedrigste. Sie erreicht bei allen getesteten Temperaturen ähnliche Schlupfraten.

Die größten Tiere schlüpfen bei beiden *Synagapetus*-Arten bei niedrigen Temperaturen. Die Imagines von *Agapetus fuscipes* werden hingegen bei 12°C besonders groß (Kapitel 6.3.3.4).

Durch Verknüpfung dieser Befunde lassen sich für die Arten folgende Optima ableiten: *Agapetus fuscipes* besitzt ein Optimum bei 12°C, *Synagapetus moselyi* eines bei niedrigen Temperaturen. Die Tendenz bei *Synagapetus iridipennis* ist hingegen uneinheitlich. Während bei niedrigen Temperaturen wenig große Tiere schlüpfen, sind es bei hohen Temperaturen viele kleine.

Die Dauer der Puppenphase wird durch hohe Temperaturen deutlich verkürzt (Kapitel 6.3.3.2). Gleiches gilt für die Larvalentwicklung bis zur Festheftung zur Verpupung. Mit steigender Temperatur findet eine zunehmende Synchronisation des Schlupfes statt. Diese Ergebnisse gelten für alle drei Arten.

Der Einfluss der 6/12°C-Wechseltemperatur im Vergleich zur getesteten konstanten 9°C-Temperaturen kann wie folgt zusammengefasst werden: Bei Wechseltemperatur schlüpfen von *Agapetus fuscipes* mehr, jedoch kleinere Imagines. Der Schlupf ist dabei weniger synchronisiert. Für *Synagapetus iridipennis* ist das Ergebnis gegenteilig. Hier ist der Schlupferfolg geringer, jedoch sind die geschlüpften Tiere größer. *Synagapetus moselyi* erreicht einen Schlupferfolg ähnlich dem bei 9°C. Die unter Wechseltemperatur geschlüpften Tiere sind größer. Der Schlupf findet hier synchronisierter statt.

Bei niedrigen Temperaturen ist der Anteil an Männchen bei *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* erhöht, bei *Synagapetus iridipennis* ausgeglichen. Bei hohen Temperaturen (15°C) hingegen ist bei allen drei Arten der Anteil an Weibchen höher (Kapitel 6.3.3.5).

8.3.4 Untersuchungen zur Lebenserwartung der Imagines

Die untersuchten Arten erreichen unter Laborbedingungen alle eine mittlere Dauer der Imaginalphase von etwa 10 Tagen (Kapitel 6.3.4). Auch zwischen Männchen und

Weibchen der Arten können kaum Unterschiede festgestellt werden. Hingegen kann die Dauer der Imaginalphase durch Darreichung einer Honigwasserlösung erheblich verlängert werden.

Milbenbefall der Imagines verkürzt die Dauer der Imaginalphase deutlich.

8.3.5 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Puppenphase

Alle drei untersuchten Arten sind in der Lage, Austrocknung während der Puppenphase zu tolerieren. Während *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi* hohe Toleranzen aufweisen, sind diese bei *Synagapetus iridipennis* deutlich geringer ausgeprägt (Kapitel 6.3.5.1).

Besonders gut können unmittelbar nach Festheftung einsetzende Austrocknungsereignisse toleriert werden, schlechter solche, die nach zweiwöchiger Verpuppungsphase eingeleitet werden (Kapitel 6.3.5.2). Die Verpuppung kann somit eine sinnvolle Strategie zum Schutz vor Austrocknung darstellen. Da erhöhte Wassertemperaturen dem eigentlichen Austrocknungsereignis in der Regel vorausgehen, kann die im Experiment zur Temperaturabhängigkeit der Entwicklung festgestellte Verkürzung der Larvalphase bei hohen Temperaturen als weiterer Beleg zur Stützung dieser Hypothese angesehen werden.

Die Austrocknung reduziert die Dauer der Verpuppung (Kapitel 6.3.5.3). In Verbindung mit den kurzen Imaginalphasen wird so eine zeitige Eiablage in noch vorhandene Rinnsale vor der kompletten Austrocknung des Gewässerbettes ermöglicht. Durch die Austrocknung findet eine Desynchronisation des Imaginalschlupfes statt.

Die Fähigkeit zum Schlupf im Trockenen besitzen alle drei untersuchten Arten. Die Schlupfraten sind in diesen Fällen sogar höher als jene der ins Wasser rücküberführten Puppen (Kapitel 6.3.5.5).

Niedrigere relative Luftfeuchtigkeiten als 100% toleriert keine der Arten (Kapitel 6.3.5.6). Durch Entfernung des Puppengehäuses wird den Tieren die Fähigkeit der Überdauerung von Austrocknung weitestgehend genommen (Kapitel 6.3.5.4). Hingegen ist eine erfolgreiche Entwicklung im Wasser auch ohne Gehäuse möglich.

8.3.6 Untersuchungen zur Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase

Die untersuchten Arten unterscheiden sich in ihrer Austrocknungstoleranz während der Embryonalphase erheblich (Kapitel 6.3.6.1). Bei beiden *Synagapetus*-Arten wird der Larvalschlupf durch Austrocknungsereignisse von 42 Tagen praktisch nicht reduziert. Erst Austrocknung von 84 Tagen Dauer führt zu einer leichten Reduktion. Hingegen kann die Art *Agapetus fuscipes* Austrocknungen während der Embryonalphase, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nicht tolerieren.

Auch in der Dauer der Embryonalphase unterscheiden sich die Arten (Kapitel 6.3.6.2). Sie ist bei *Agapetus fuscipes* deutlich kürzer als bei den beiden *Synagapetus*-Arten. Austrocknung verlängert die Dauer der Embryonalphase der beiden *Synagapetus*-Arten nochmals erheblich. Dabei kann eine maximale Entwicklungsdauer von 200 Tagen bei beiden Arten festgestellt werden. Durch Austrocknung findet in der Regel eine Synchronisation des Larvalschlupfes statt (Kapitel 6.3.6.2). Relative Luftfeuchten von 70% und darunter während der Austrocknungsphase werden von keiner der untersuchten Arten toleriert (Kapitel 6.3.6.3).

9 Synopsis

9.1 *Synagapetus iridipennis*

Die Art *Synagapetus iridipennis* kann als ausgesprochen stenök charakterisiert werden. Sie besitzt eine enge Bindung an devonische und karbonische Gesteine. Es handelt sich um eine typische Art etwas breiterer, seltener austrocknender Waldbäche. Die Art besiedelt Abschnitte, die sich durch höhere Strömungsgeschwindigkeiten und einen damit verbundenen hohen Sauerstoffgehalt auszeichnen. In diesen Bereichen besiedelt sie bevorzugt größere Steine der Gewässermitte. Die Präferenz für Stellen mit hohem Steinanteil und hoher Strömung wird bereits bei der Habitatwahl für die Eiablage deutlich.

Zur Verpuppung werden von dieser Art die Steinoberseiten, Hauptaufenthaltsorte der Larven, verlassen und tiefere Bereiche des Gewässergrundes aufgesucht. Wie bei den anderen Arten handelt es sich dabei um Mikrohabitate mit geringerer Strömung. Die Wahl des Verpuppungsortes findet bei dieser Art unabhängig von der Strömungsexposition der Steine statt.

Bezüglich niedrigerer pH-Werte oder Belastungen anzeigenden Stoffen weist die Art eine hohe Empfindlichkeit auf. So kommt die Art in Gewässern mit einem pH-Wert unter 7,1 nicht vor.

Die hohe Sensibilität der Art äußert sich auch in überdurchschnittlich hohen Mortalitätsraten.

Auch die experimentellen Untersuchungen belegen die hohe Spezifität dieser Art. Bezüglich der Strömung kann eine deutliche Präferenz für Strömungsgeschwindigkeiten um 0,2 m/s festgestellt werden. Auch bei der Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Entwicklung wird für diese Art ein deutliches Optimum bei einer Wassertemperatur von 15°C ermittelt. *Synagapetus iridipennis* besitzt im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten die geringste Fähigkeit, Austrocknungsereignisse während der Puppenphase zu ertragen, was das Aufsuchen tieferer Gewässerstellen zur Verpuppung erklären kann. Hingegen wirkt sich das Trockenfallen der Gelege nicht negativ auf den Schlupferfolg aus.

9.2 *Synagapetus moselyi*

Die Art *Synagapetus moselyi* besitzt keine so enge Bindung an bestimmte Gesteine in Abhängigkeit von der Geologie. Somit zeigt diese Art auch eine höhere Stetigkeit im Vorkommen. Auch diese Art ist charakteristisch für Wald- und Waldrandlagen, besiedelt jedoch die schmalen, durch niedrige Wassertiefen geprägten Bereiche. Diese Gewässerabschnitte zeichnen sich durch mittlere Strömungsgeschwindigkeiten und mittlere Sauerstoffgehalte aus. Bei höheren Strömungsgeschwindigkeiten wird von dieser Art die strömungsabgewandte Seite von Steinen, also ein Strömungsschutz, aufgesucht.

Die gleiche Steinseite wird auch als Verpuppungsort bevorzugt frequentiert. Ein hoher Anteil der Fraktion kleiner Steine ist sowohl für die Hauptaufenthaltsorte der Larven als auch für die Verpuppungsorte charakteristisch. Die Art frequentiert für die Verpuppung eher tiefere Stellen der Gewässermitte.

Für die Eiablage werden, wie von *Synagapetus iridipennis*, Bereiche mit höherer Strömung und Steinanteil aufgesucht, wobei die Bindung an diese Bereiche geringer ist.

Für die von dieser Art besiedelten Gewässerabschnitte sind häufig auftretende Austrocknungsereignisse charakteristisch.

Die experimentellen Untersuchungen belegen die geringe Präferenz für bestimmte Strömungsverhältnisse und Wassertemperaturen. So ist der Schlupferfolg bei allen getesteten Temperaturen ähnlich hoch. Im Konkurrenzvergleich mit *Agapetus fuscipes* ist *Synagapetus moselyi* die deutlich unterlegene Art. Eine ausgesprochen hohe Toleranz gegenüber Austrocknung kann für *Synagapetus moselyi* sowohl für die Puppenphase als auch für die Embryonalphase belegt werden.

9.3 *Agapetus fuscipes*

Agapetus fuscipes lässt sich durch die vergleichende Untersuchung als euryöke Art beschreiben. Sie kommt in den meisten Untersuchungsgewässern vor, kann Gesteine sämtlicher Geologie besiedeln und zeigt auch bei der Ausprägung des Uferbewuchses keine besondere Präferenz. Die Art kommt in breiten und schmalen, in tiefen und flachen Gewässern vor und besiedelt darin fast alle Habitate. Sie kann unterschiedlichste Strömungsverhältnisse ertragen und hat vergleichsweise niedrige Ansprüche an den Sauerstoffgehalt. Auch hinsichtlich des Substrattyps weist die Art eine deutlich geringere Bindung an Bereiche mit hohem Steinanteil auf, auch wenn sie einen gewissen Anteil benötigt. Die geringe Bindung an bestimmte Strömungsverhältnisse und Substrate zeigt sich bereits bei der Habitatwahl für die Eiablage.

Die Larven suchen bei hoher Strömung, wie jene von *Synagapetus moselyi*, die strömungsabgewandte Steinseite auf. Austrocknungsereignisse scheinen für eine erfolgreiche Besiedlung kein Hindernis darzustellen. Hinsichtlich Belastungen anzeigenden Parametern besitzt die Art eine vergleichsweise hohe Toleranz. PH-Werte unter 6,8 verträgt die Art jedoch nicht.

Die Verpuppung findet gleichmäßig verteilt im Gewässer an Stellen mit niedrigerer Strömungsgeschwindigkeit statt. Auch hierbei besitzt die Art eine niedrige Habitatpräferenz. Auffallend ist die Wahl strömungszugewandter Habitate als Verpuppungsorte.

Die geringe Spezifität der Art wird auch durch vergleichsweise niedrige Mortalitätsraten bestätigt. So kommen beispielsweise von der frühjährlichen Population 68,6% zum Schlupf.

Im experimentellen Teil der Untersuchung kann die geringe Präferenz der Art für bestimmte Strömungsgeschwindigkeiten bestätigt werden. Durch Kombination der Parameter „Entwicklungserfolg“ und „Wachstum“ kann für die Art ein Temperaturoptimum von etwa 12°C ermittelt werden. Aus einem direkten Vergleich mit *Synagapetus moselyi* geht *Agapetus fuscipes* als die eindeutig konkurrenzstärkere Art hervor. Während die Puppen von *Agapetus fuscipes* in der Lage sind, Austrocknung zu tolerieren, ist diese Toleranz während der Embryonalphase nur unbedeutend ausgeprägt.

10 Literaturverzeichnis

- ADLMANNSEDER, A. (1965): Faunistisch ökologische Untersuchungen im Flußgebiet der Antiesen unter besonderer Berücksichtigung der Trichopteren.- 1. Jahrbuch. österr. Musealver. 110: 386-421.
- ANDERSON, N.H. (1973): The eggs and oviposition behavior of *Agapetus fuscipes* CURTIS (Trich.; Glossosomatidae).- Entomologist's mon. Mag. 109: 129-131.
- ANDERSON, N.H. & BOURNE, J.R. (1974): Bionomics of the three species of Glossosomatid Caddisflies (Trichoptera, Glossosomatidae) in Oregon.- Can. J. Zool. 52: 405-411.
- ARENS, W. (1989): Comparative functional morphology of the mouthparts of stream animals feeding on epilithic algae.- Arch. Hydrobiol. Suppl. 83: 253-354.
- ARENS, W. (1990): Wear and tear of mouthparts: a critical problem in stream animals feeding on epilithic algae.- Can. J. Zool. 68: 1896-1914.
- BACKHAUS, D. (1968): Ökologische Untersuchungen an den Aufwuchsalgen der oberen Donau und ihrer Quellflüsse. 2. Die räumliche und zeitliche Verteilung der Arten.- Arch. Hydrobiol., Suppl. 34: 24-73.
- BANDOIN, J. & DECAMPS, H. (1971-72): Une Trichoptère nouveau pour la France *Synagapetus moselyi* (ULMER).- Annales de la station biologique de Basse-en-Chandesse, No 5-6: 59-67.
- BAUMGARTNER, A. & LIEBSCHER, H.J. (1996): Lehrbuch der Hydrologie, Band 1: Allgemeine Hydrologie – Quantitative Hydrologie, 2. Auflage.- Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart.
- BECKER, G. (1987): Lebenszyklus, Reproduktion und ökophysiologische Anpassungen von *Hydropsyche contubernalis*, einer Köcherfliege mit Massenvorkommen im Rhein.- Dissertation Universität Köln.
- BECKER, G. (1991): Ovipositing behaviour of *Agapetus fuscipes* (Trichoptera: Glossosomatidae) in a small central european upland stream.- Proc. of the 6 th. Int. Symp. Trich. Lodz (Poland): 143-147.
- BECKER, G. (1990): Comparison of the dietary composition of epilithic trichopteran species in a first order stream.- Arch. Hydrobiol. 120: 13-40.
- BECKER, G. (1994): Food preference by five trichopteran scrapers.- Hydrobiologia 273: 171-178.
- BECKER, G. (1997): Wechselwirkungen zwischen Weidegängern und Aufwuchs in einem Mittelgebirgsbach.- Verh. Westd. Entom. Tag 1996: 125-128.
- BECKER, G. (2001): Einfluss von Weidegängern kleiner Fließgewässer auf Biofilme und koexistierende Arten – eine Übersicht.- Tagungsbericht 2000 (Magdeburg) d. Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL): 352-354.
- BECKER, G. (2001 B): Larval size, case construction and crawling velocity at different substratum roughness in three scraping caddis larvae.- Arch. Hydrobiol. 151: 317-334.
- BECKER, G. (2002): Biomasse, Wachstumsraten und biochemische Zusammensetzung koexistierender Trichopteren (Weidegänger) eines Mittelgebirgsbachs im Jahresverlauf.- Tagungsbericht 2001 (Kiel) d. Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL): 662-664.
- BECKER, G., HOLFELD, H., HASSELROT, A.T., FIEBIG, A.T. & MENZLER, D.A. (1997): Use of a microscope photometer to analyze in vivo fluorescence intensity of epilithic microalgae grown on artificial substrata.- Appl. Environ. Microbiol. 63 (4): 1318-1325.
- BECKER, G. & MENZLER, D.A. (1998): Einfluß der Weidetätigkeit von *Agapetus fuscipes* (Trichoptera) auf Biofilme und Nahrungskonkurrenten.- Deutsche Gesellschaft für Limnologie e.V., Tagungsbericht 1997 (Frankfurt): 477-479.
- BECKER, G., HOLFELD, H. (2001): Response of trichopteran grazers to unialgal layers. - Verh. Int. Ver. Limnol. 27 (4): 2396-2397.
- BEGON, M.E., HARPER, J.L. & TOWNSED, C.R. (1998): Ökologie.- Spektrum-Verlag, Heidelberg, Berlin.
- BEIERKUHNLEIN, C. & GRÄSLE, W. (1993): Zum Temperaturverhalten von Waldquellen des Frankenwaldes (Nordost-Bayern).- Crunoecia 2: 5-14.

- BLUME, H. (1949): Die Marburger Landschaft.- Marburger Geographische Schriften 1: 1-305
- BOHLE, H.W. (1978): Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot, der Drift und der räumlichen Verteilung bei Larven von *Baetis rhodani* (PCTET) (Ephemeroptera: Baetidae).- Arch. Hydrobiol. 84: 500-525.
- BOHLE, H.W. (1995 A): Gehäuse der Köcherfliegen – Struktur, Entstehung und Funktion.- Verh. Westd. Entom. Tag 1994, Löbbecke Mus., Düsseldorf 1995: 143-154.
- BOHLE, H.W. (1995 B): Spezielle Ökologie: Limnische Systeme.- Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- BOHLE, H.W. (2000): Anpassungsstrategien ausgewählter Organismen an temporäre Wasserführung – Insekten periodischer Fließgewässer Mitteleuropas.- Gewässer ohne Wasser? Ökologie, Bewertung, Management temporärer Gewässer. NUA Seminarbericht 5: 53-71.
- BOHLE, H.W. (2001): Die Rolle der Autökologie für das Verständnis biozönotischer und ökosystemarer Zusammenhänge, am Beispiel des Benthos der Fließgewässer.- Tagungsbericht 2000 (Magdeburg) d. Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL): 9-23.
- BOHLE, H.W. & FISCHER, M. (1983): Struktur und Entstehung der Larven- und Puppengehäuse einiger Glossosomatidae und Rhyacophilidae, insbesondere bei *Synagapetus iridipennis* (Trichoptera: Rhyacophiloidae).- Entomol. Gener. 9: 17-34.
- BOTOSANEANU, L. & MALICKY, H. (1978): Trichoptera.- In: Illies, J.(ed.): Limnofauna Europaea, 2. Auflage, Stuttgart, G. Fischer: 333-359.
- BOUVET, Y. (1971): La diapause des Trichopteres cavernicoles.- Bulletin Societe Zoologique France 96: 375-384.
- BOUVET, Y. (1978): Adaptation physiologiques et comportementales des *Stenophylax* (Limnephilidae) aux eaux temporaires.- Proc. of the 2nd Int. Symp. on Trichoptera, 1977, J. Crichton (ed.), Junk, The Hague.
- BRAUKMANN, U. (1987): Zooökologische und saprobiologische Beiträge zu einer allgemeinen regionalen Bachtypologie.- Arch. Hydrobiol., Beiheft 26: 1-355.
- BRIEM, E. (2003): Gewässerlandschaften der Bundesrepublik Deutschland.- ATV-DVWK-Arbeitsbericht, Hennef.
- BÜHL, A. & ZÖFEL, P. (2000): SPSS Version 10; Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows, 7., überarbeitete Auflage.- München, Boston u.a.: Addison-Wesley Verlag: 734 S.
- BURKHARDT, R. (1979): Erfassung der westpalearktischen Tiergruppen.- Fundortkataster der Bundesrepublik Deutschland, P. Müller (ed.), Universität Saarbrücken: 90 S.
- BURKHARDT, R. (1983): Untersuchungen zur Ökologie und Phänologie der Trichoptera-Arten des Vogelsberges mit besonderer Berücksichtigung ihrer Einnischung und Bedeutung als Indikator für den Zustand der Gewässer.- Dissertation am Fachbereich Biologie der Justus-Liebig-Universität Gießen: 315 S. + Anhang.
- CASPERS, N. (1972): Ökologische Untersuchungen der Invertebratenfauna von Waldbächen des Naturparks Kottenforst-Ville.- Decheniana 125: 189-218.
- CASPERS, N., MÜLLER-LIEBENAU, I. & WICHARD, W. (1977): Köcherfliegen (Trichoptera) der Fließgewässer der Eifel.- Gewässer und Abwässer 62/63: 111-120.
- CASTRO, L.B. (1975): Ökologie und Populationsbiologie von *Agapetus fuscipes* im Breitenbach 1971-1972.- Arch. Hydrobio. Suppl. 45: 305-375.
- CLIFFORD, H.F. (1966): The ecology of invertebrates in an intermittent stream.- Invest. Ind. Lakes a. Streams 7: 57-98.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.
- CORBET, P.S. (1966): Diel periodicities of emergence and oviposition in riverine Trichoptera.- The Canadian Entomologist 98:1025-1034.
- COX, E. (1990): Studies on the algae of a small softwater stream. Occurrence and distribution with particular reference to the diatoms.- Arch. Hydrobio. Suppl. 83: 525-552.

- CRICHTON, M.I. (1957): The structure and the function of the mouthparts of adult caddisflies (Trichoptera).- Philosophical Transactions of the Royal Society London (B) 241: 45-91.
- CRICHTON, M.I. (1971): A study of caddis flies (Trichoptera) of the family Limnephilidae, based on the Rothamsted Insect Survey, 1964-68.- J. Zool. Lond. 163: 533-563.
- CUMMINS, K.W. (1973): Trophic relations of aquatic insects.- Ann. Rev. Entomol. 18: 183-206.
- CUMMINS, K.W. (1974): Structure and function of stream ecosystems.- BioScience 24: 631-641
- CUMMINS, K.W. & M.J. KLUG (1979): Feeding ecology of stream invertebrates.- Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 147-172.
- DENIS, C. (1976): Donees sur la chronologie de la maturation ovarienne et sur la diapause de *Microterma sequax* Mc Lachlan (Trichoptera, Limnephilidae).- Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne XLIX: 125-129.
- DENIS, C. (1978): Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae.- Proc. of the 2nd Int. Symp. on Trichoptera 1977, Junk, The Hague: 109-115.
- DENIS, C. (1979): Comparaison entre la diapause larvaire chez *Anabolia nervosa* CURTIS et *Halesus radiatus* Curtis (Trichoptera, Limnephilidae).- Annls. Limnol. 14 (3): 215-224.
- DENIS, C. (1980): Action de la photopériode sur le cycle biologique et la diapause d'*Anabolia nervosa* CURTIS (Trichoptera - Limnephilidae).- Annls. Limnol. 16 (3): 191-202.
- DIETERICH, M. (1999): Risikostreuung als Anpassung an strömungsgeprägte Fließgewässer- und Uferlebensräume.- Habilitationsschrift, Universität Marburg.
- DIETERICH, M. & ANDERSON, N.H. (2000): The invertebrate fauna of summer-dry streams in western Oregon.- Arch. Hydrobiol. 147: 273-295.
- DIPPEL, C. (1994): Untersuchungen zur Biologie von *Nemosoma elongatum* L. unter besonderer Berücksichtigung seines Einflusses auf die Populationsentwicklung von Borkenkäfern.- Dissertation, Universität Marburg: 111 S.
- DITTMAR, H. (1953): Sauerland - Trichopteren.- Decheniana 107: 105-118.
- DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach.- Arch. Hydrobiol. 50 (3/4): 305-552.
- DÖHLER, W. (1914): Beiträge zur Systematik und Biologie der Trichopteren.- Sb. Naturf. Ges. Leipzig 41: 28-104.
- DUDGEON, D. (1982): Aspects of the microdistribution of insect macrobenthos in a forest stream in Hong Kong.- Arch. Hydrobiol. Suppl. 64: 221-239.
- EHLERT, T., FELD, C., LORENZ, A., & SOMMERHÄUSER, M. (2002): Seltene und bemerkenswerte Köcherfliegen in Nordrhein-Westfalen und angrenzenden Regionen.- Lauterbornia 43: 5-23.
- ERMAN, N. (1998): Invertebrate richness and Trichoptera phenology in Sierra Nevada (California, USA) cold springs: sources of variation.- Studies in crenobiology – The biology of springs and springbrooks, L. Botosaneanu (ed.): 95-108.
- ERMAN, N. A. & ERMAN, D.C. (1995): Spring permanence, Trichoptera species richness, and the role of drought.- Journal of Kansas entomological society, Suppl. 68: 50-64.
- FEMINELLA, J.W. & HAWKINS, C.P. (1995): Interactions between stream herbivores and periphyton – a qualitative-analysis of past experiments.- Journal of the North American Benthological Society 14: 465-509.
- FISCHER, F. (1995): Vergleichende autökologische Untersuchungen zur Habitatspezifität dreier Glossosomatidenarten (Trichoptera, Insecta).- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- FISCHER, F. & BOHLE, H.W. (1996): Anpassungen von Glossosomatiden an einen astatischen Lebensraum. Eiablageverhalten und Eientwicklung (Trichoptera, Insecta).- Verh. Westd. Entom. Tag 1995, Löbbecke Mus., Düsseldorf 1995: 107-118.
- FISCHER, J., HERING, D., HOFFMANN, A., WIDDIG, T. & BOHLE, H.W. (1992): Beitrag zur Kenntnis der Wasserinsektenfauna Nordwest-Hessens. Teil 1: Köcherfliegen (Trichoptera). Lauterbornia 12: 21-55.

- FISCHER, J., FISCHER, F., SCHNABEL, S. & WAGNER, R. (1998): Die Quellfauna der hessischen Mittelgebirgsregion. Besiedlungsstruktur, Anpassungsmechanismen und Habitatbindung der Makroinvertebraten am Beispiel von Quellen aus dem Rheinischen Schiefergebirge und der osthessischen Buntsandsteinlandschaft.- Studies in Crenobiology - The biology of springs and springbrooks, L. Botosaneanu (ed.): 183-200.
- FISCHER, R.H. (1916): Die Metamorphose von *Synagapetus ater* Klap.- 44. Jahresbericht des westfälischen Provinzialvereins f. Wissenschaft und Kunst, Zool. Sekt.: 180-182.
- FOLTYN, S. (2000): Überlebensstrategien in sommertrockenen Löss-Lehmbächen.- Gewässer ohne Wasser? Ökologie, Bewertung, Management temporärer Gewässer. NUA Seminarbericht 5: 72-81.
- FRANIA, H.E. & WIGGINS, G.B. (1997): Analysis of morphological and behavioral evidence for the phylogeny and higher classification of Trichoptera (Insecta).- R. Ont. Mus. Life Sci. Contrib. 160: 1-67.
- GAUSE, G.J. (1934): The struggle for existence.- Williams & Wilkins, Baltimore.
- GLAZIER, D.S. (1991): The fauna of North American temperature cold springs: patterns and hypotheses.- Freshwater Biology 26: 527-542.
- GRANT, P.R. & MACKAY, R.J. (1969): Ecological segregation of systematically related stream insects.- Can. J. Zool. 47: 691-694.
- GRINNELL, J. (1917): The niche-relationships of California trasher.- Auk 34: 427.
- GÜMPEL, D. (1976): Emergenz-Vergleich zweier Mittelgebirgsquellen 1973.- Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 50: 1-53.
- GUNIA, R. (1997): Vergleichende Untersuchungen zur Ernährungsökologie dreier Glossosomatidenarten (Trichoptera) in einem temporären Quellbach.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- HAASE, P. (1999): Zoozönosen, Chemismus und Struktur regionaler Bachtypen im niedersächsischen und nordhessischen Bergland.- Universität – Gesamthochschule Kassel, Ökologie und Umweltsicherung 18/99: 157 S.
- HAASE, P. & MEIJERING, P.D. (1994): Erstnachweis von *Isonychia dubia* (STEPHENS, 1837) für das niedersächsische Hügel- und Bergland (Insecta: Trichoptera).- Braunschweiger naturkundl. Schr. 4: 691-694.
- HAASE, T. (1998): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Quellen und Quellbächen im Vorland des vorderen Vogelsberges.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- HAHN, H.J. (2000): Studies on Classifying of Undisturbed Springs in Southwestern Germany by Macroinvertebrate Communities.- Limnologia 30: 247-259.
- HANSELL, M.H. (1968): The selection of house building materials by the caddisfly larvae *Agapetus fuscipes* (Curtis).- Rev. Comp. Animal 2: 91-102.
- HESSISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT UND GEOLOGIE (1990): Geologische Übersichtskarte von Hessen, 4. Auflage.- Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie (ed.).
- HILDREW, A.G. (1996): Whole river ecology: spatial scale and heterogeneity in the ecology of running waters.- Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 113: 25-43.
- HILEY, P.D. (1978): Some aspects of the life histories of Limnephilidae (Trichoptera) related to the distribution of their larvae.- Proc. of the 2nd Int. Symp. on Trichoptera 1977: 297-301.
- HOFFMANN, A. (1997): Autökologische Untersuchungen zur zeitlichen und räumlichen Einnischung von *Lasiocephala basalis* (Kol.) (Trichoptera, Lepidostomatidae), einer Fließgewässerköcherfliege.- Dissertation Universität Marburg.
- HUTCHINSON, G.E. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. (1958): Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals.- Amer. Nat. 93: 145.

- ILLIES, J. (1952 a): Die Mölle. Faunistisch ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. Ein Beitrag zur Limnologie der Mittelgebirgsbäche.- Arch. Hydrobiol. 46: 424-612.
- ILLIES, J. (1952 b): Eine Köcherfliege im zweistöckigen Haus.- Mikrokosmos 42: 1-3.
- ILLIES, J. (1961): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer.- Int. Revue ges. Hydrobiol. 46 (2): 205-213.
- ILLIES, J. (1978): Vergleichende Emergenzmessung im Breitenbach 1969-1976.- Arch. Hydrobiol. 82: 432-448
- ILLIES, J. (1979): Annual and seasonal variation of individual weights of adult water insects.- Aquatic Insects 1(3): 153-163.
- ILLIES, J. & BOTOSANEANU, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique.- Int. Verein. theor. und angew. Limnologie 12: 1-57.
- IMMELMANN, K. (1972): Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Begriffe "Ultimate Factor", "Proximate Factor" und "Zeitgeber".- Oecologia 9: 259-264.
- IVANOV, V.D. (1993): Principles of sexual communication in Caddisflies (Insecta, Trichoptera).- Sensory systems of Arthropods, K. Wiese (ed.), Birkhäuser Verlag: 609-626.
- IVANOV, V.D. (1997): Rhyacophiloidea, a paraphyletic taxon.- Proc. 8th Symp. Trichoptera: 189-193.
- IVANOV, V.D. & RUPPRECHT, R. (1992): Substrate vibration for communication in adult *Agapetus fuscipes* (Trichoptera: Glossosomatidae).- Proc. 7th Symp. Trichoptera.
- IVERSEN, T.M. (1976): Life cycle and growth of Trichoptera in a Danish spring.- Arch. Hydrobiol. 78: 482-493.
- IVERSEN, T.M. (1988): Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community.- Limnol. Oceanogr. 33: 582-592.
- JONES, N.V. (1976): Studies on the eggs, larvae and pupae of *Tinodes waeneri* (L.).- Malicky, H. (ed.), Proceedings of the 1st International Symposium on Trichoptera: 131-142.
- KANN, E. (1988): Zur Systematik und Ökologie der Algen österreichischer Bergbäche.- Arch. Hydrobiol., Suppl. 53: 519-543.
- KIEL, E. (2001): Behavioural response of blackfly larvae (Simuliidae, Diptera) to different current velocities.- Limnologica 31: 179-183.
- KJER, K.M., BLAHNIK, R.J. & HOLZENTHAL, R.W. (2001): Phylogeny of Trichoptera (Caddisflies): Characterization of signal and noise within multiple datasets.- Syst. Biol. 50 (6): 781-816.
- KLAUSING, O. (1988): Die Naturräume Hessens + Karte 1: 200 000.- Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt 67: 1-43.
- KOHLER, S.L. (1984): Search mechanism of a stream grazer in patchy environments: the role of food abundance.- Oecologia 62: 209-218.
- KRAWANY, H. (1932): Zur Metamorphose von *Synagapetus ater* Klap.- Int. Rev. ges. Hydrobiol. 26: 391-394.
- KRAWANY, H. & ULMER, G. (1938): Zwei neue Agapetinae (Trichoptera) aus Nieder-Österreich und ihre Metamorphose.- Int. Rev. d. Hydrobiol. 37: 306-319.
- KREBS, C.J. (1972): Ecology.- Harper & Row, Introduction; New York.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1993): Limnöökologie.- Georg Thieme Verlag. Stuttgart, New York.
- LANGHEINRICH, U., BÖHME, D., WEGENER, U. & LÜDERITZ, V. (2002): Streams in the Harz National Parks (Germany) – a hydrochemical and hydrobiological evaluation.- Limnologica 31: 179-183.
- LATZEL, P. (1984): Hydromechanische Untersuchungen an Insektenlarven.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- LEBMANN, B., SCHARPFF, H.J., WEDEL, A., & WIEGAND, K. (2000): Grundwasser im Vogelsberg.- Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie (HsGb.): 32 S.
- LILLPOP, S., BOHLE, H.W., & FIEDLER, A. (1998): Beiträge zur Biologie von *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) (Polycentropidae, Trichoptera).- Lauterbornia 34:227-238.

- LORENZ, A. (2000): Ökologische Auswirkungen periodischer Wasserführung auf die Makroinvertebratenfauna eines Mittelgebirgsbaches im Weserbergland. - Gewässer ohne Wasser? Ökologie, Bewertung, Management temporärer Gewässer. NUA Seminarbericht 5: 129-136.
- MAC NALLY, R. (2002): Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables.- Biodiversity and conservation 11: 1397-1401.
- MALECKI, J. & TOMASZEWSKI, C. (1990): The role of case in the process of gas exchange in some Trichoptera species.- Proc. 6th Intern. Symp. Trichoptera, Adam Mickiewicz Press, Poznan.
- MALICKY, H. (1973): Trichoptera (Köcherfliegen).- Handb. Zool. 4. (2) 2/29: 1-114.
- MALICKY, H. (1983): Atlas of European Trichoptera.- SE 24, Junk Publishers The Hague Boston London: 1-258
- MARTEN, M. & ZWICK, P. (1999): Emergenz.- Biologische Gewässeruntersuchung – Teil 2: Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung, W. v. Tümping & G. Friedrich (eds.): 227-238.
- MARTIN, I.D. & MACKAY, R.J. (1983): Growth rates and prey selection of two congeneric predatory caddisflies (Trichoptera, Rhyacophilidae).- Can. J. Zool. 61: 895-900.
- MARTIN, P. (2000): Larval morphology and host-parasite associations of some stream living water mites (Hydrachnidia, Acari).- Arch. Hydrobiol. (Suppl. 121/3-4), Monogr. Stud.: 269-320.
- MARTYNOV, A.V. (1924): Rucheiniki (Trichoptera).- Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po entomologii 5: 1-384.
- MAUCH, E. (1976): Leitformen der Saprobität für die biologische Gewässeranalyse - Trichoptera.- Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 21 (5): 696-722.
- MAUCH, E., SANZIN, W. & KOHMANN, F. (1990): Biologische Gewässeranalyse in Bayern.- Informationsberichte 4/90, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft München (ed.): 1-221.
- MAY, R.M. & MAC ARTHUR, R.H. (1972): Niche overlap as function of environmental variability.- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 69: 1109-1113.
- MAYER, M.S. & LIKENS, G.E. (1987): The importance of algae in shaded headwater streams as food for an abundant caddisfly (Trichoptera).- J.N. Am. Benthol. Soc. 6 (4): 262-269.
- MCARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): The theory of island biogeography.- Princeton University Press, Princeton.
- MCCABE, D.J. & SYKORA, J.L. (2000): Community structure of caddisflies along a temperate springbrook.- Arch. Hydrobiol. 148: 263-282.
- MERRIT, R.W. & CUMMINS, K.W. (1984): An introduction to the aquatic insects of North America, Second edition.- Kendall/Hunt Publishing Company.
- MEY, W. (1992): Die Trichoptera-Emergenz im Mittellauf eines Bergbaches des Thüringer Waldes (Insecta, Trichoptera).- Int. Revue ges. Hydrobiol. 77: 265-289.
- MEYNEN, E. & SCHMITHÜSER, J. (1953): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands.- Remagen.
- MITTELSTÄDT, P., OTTER, H.H. & BOHLE, H.W. (1991): Zur Faunistik kleiner Waldbäche im Gladenbach- Biedenkopf Bergland westlich von Marburg.- Hessische Faunistische Briefe 11 (4): 59-76.
- MOLLES, M.C. & NISLOW, K.H. (1990): Geographic variation in the structure of caddisfly cases. Clues to the influences of competition and predation.- Proc. 6th Intern. Symp. Trichoptera, Adam Mickiewicz Press, Poznan.
- MOOG, O. (1995): Fauna Aquatica Austriaca.- Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft (ed.), Wien.
- MOOG, O. & GRASSER, U. (1996): Wirkungen wasserbaulicher Maßnahmen auf biotische Faktoren; Aquatischer und semiaquatischer Lebensraum.- DVWK-Materialien 1/1996: 98 S.
- MORETTI, G. & GIANOTTI, F.S. (1962): Der Einfluß der Strömung auf die Verteilung der Trichopteren *Agapetus fuscipes* und *Silo nigricornis*.- Schweiz. Z. Hydrol. 24: 467-484.

- MOTH-IVERSEN, T., WIBERG-LARSEN, P., BIRKHOLM-HANSEN, S. & HANSEN, F.S. (1978): The effect of partial and total drought on the macroinvertebrate communities of three small Danish streams.- *Hydrobiologia* 60: 235-242.
- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie, 3. überarbeitete Auflage.- Quelle & Meyer.
- MÜLLER, H.J. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten.- *Nova Acta Leopoldina*, NF 35: 7-27.
- MÜLLER, K. (1970): Tages- und Jahresperiodik der Drift in Fließgewässern in verschiedenen geographischen Breiten.- *Oikos* (Suppl.) 13: 21-44.
- NEU, P.J. (2002): Neunachweise von Köcherfliegen-Arten für das Gebiet der Bundesrepublik Deutschland und der Bundesländer Rheinland-Pfalz und Saarland (Insecta: Trichoptera).- *Lauterbornia* 43: 33-38.
- NIELSEN, A. (1942): Über die Entwicklung und Biologie der Trichopteren mit besonderer Berücksichtigung der Quelltrichopteren Himmerlands.- *Arch. Hydrobiol.* (Suppl.) 17: 257-631.
- NIELSEN, A. (1950): On the zoogeography of springs.- *Hydrobiol.* 2: 313-321.
- NORMENAUSSCHUSS WASSERWESEN (NAW) IM DIN DEUTSCHES INSTITUT FÜR NORMUNG E.V. (IN PREP.): DIN 38410: Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung – Biologisch-ökologische Gewässeruntersuchung.- Deutsches Institut für Normung (ed.): 50 S.
- NOVAK, K. & SEHNAL, F. (1963): The development cycle of some species of the genus *Limnephilus* (Trichoptera).- *Acta Societatis Entomologicae Cechosloveniae*. 60: 68-80.
- NOZAKI, T. & SHIMADA, T. (1995): Nectar feeding by adults of *Notopsyche ruficollis* (Ulmer)(Trichoptera: Limnephilidae) and its effect on their reproduction.- Poster presentation 8th. Int. Symp. Trich., Minneapolis.
- OTTER, H.H. (1989): Larvalentwicklung und Larvalbiologie von Glossosomatiden (Trichoptera) eines kleinen Waldbaches.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- OTTO, C. & SVENSSON, B.S. (1980): The significance of case material selection for the survival of caddis larvae.- *Journal of animal ecology*, 49: 855-865.
- PECKARSKY, B.L. (1983): Biotic interactions or abiotic limitations? A model of lotic community structure - Dynamics of lotic ecosystems.- (Fontaine & Bartell eds.) *Ann. Arbor Scientific Publ., Michigan*.
- PIANKA, E.R. (1970): On r and K selection.- *Amer. Natur.* 106: 592-597.
- PITSCH, T. (1993): Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera).- Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung der TU Berlin, Sonderheft S. 8.
- RESH, V.H., JACKSON, J. & WOOD, J.R. (1987): Techniques for demonstrating sex pheromones in trichoptera.- *Proc. 5th Int. Symp. Trichopt.*: 161-164.
- RICHARDSON, J.S. (1991): Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test.- *Ecology* 72: 873-887.
- RIDLEY, M. (1987): Evolution, Probleme-Themen-Fragen. 2. Aufl.- Birkhäuser-Verlag.
- ROBERT, B. (2001): Verzeichnis der Köcherfliegen (Trichoptera) Deutschlands.- *Entomofauna germanica* 5: 107-162.
- ROBERTSON, A.L., LANCASTER, J. & HILDREW, A.G. (1995): Stream hydraulics and the distribution of microcrustacea.- *Freshw. Biol.* 33: 469-484.
- ROSS, H.H. (1956): Evolution and classification of the mountain caddisflies.- Univ. Illinois Press, Urbana.
- ROSS, H.H. (1967): The evolution and past dispersal of the Trichoptera.- *Ann. Rev. Entomol.*, Palo Alto, Calif./USA 12: 169-206.
- SALAS, M. & DUDGEON, D. (2001): Laboratory and field studies of mayfly growth in tropical Asia.- *Arch. Hydrobiol.* 153: 75-90.
- SCHEIFHACKEN, N. (2000 A): Autökologische Untersuchungen zweier Beraeidenarten in helokrenen Quellen (Trichoptera: *Ernodes articularis* (Pictet, 1834), *Beraea maurus* (Curtis, 1834).- Tagungsbericht 2000 (Magdeburg) d. Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL): 389-393.

- SCHEIFHACKEN, N. (2000 B): Untersuchungen zur Autökologie von *Ernodes articularis* (Pictet, 1834) und *Beraea maurus* (Curtis, 1834) (Beraeidae, Trichoptera, Insecta) in helokrenen Quellen.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
- SCELLENBERG, T., ZAH, R. & MEYER, E.J. (1994): Der Einfluss von Austrocknung und Niedrigwasser auf benthische Organismen, Habitatbedingungen und Prozesse in Fließgewässern.- Literaturreview im Rahmen des EAWAG Forschungsschwerpunktes 1993 – 1997, Dübendorf: 115 S.
- SCHMEDTJE, U. (1999): Versauerung oberirdischer Gewässer in Bayern; Entwicklung 1983-1986.- Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft (ed.), 4/99: 350 S.
- SCHMEDTJE, U. & COLLING, M. (1996): Ökologische Typisierung der aquatischen Makrofauna.- Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft (ed.), 4/96: 543 S.
- SCHRANKEL, I., NEU, J.N., DOHET, A. & SCHOSS, F. (2002): Die Köcherfliegen-Fauna im Großherzogtum Luxemburg.- *Lauterbornia* 43: 47-64.
- SCHUHMACHER, H.G. & SCHREMMER, F. (1970): Die Trichopteren des Odenwaldbaches Steinach und ihr ökologischer Zeigerwert.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 55 (3): 335-358.
- SCHULTE, H. & WEINZIERL, A. (1990): Beiträge zur Faunistik einiger Wasserinsektenordnungen (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) in Niederbayern.- *Lauterbornia* 6: 1-83.
- SCHWEDER, H. (1985): Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie der Larve von *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) (Ephemeroptera, Heptageniidae).- Dissertation, Universität Freiburg.
- SCHWOERBEL, J. (1994 A): Trophische Interaktionen in Fließgewässern.- *Limnologica* 24: 185-194.
- SCHWOERBEL, J. (1994 B): Methoden der Hydrobiologie, 4. Aufl.- Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- SCOTT, D. (1958): Ecological studies on Trichoptera of the river Dean, Cheshire.- *Arch. f. Hydrobiol.* 54: 340-392.
- SEDELL, J.R., REEVES, G.H., HAUER, F.R., STANFORD, J.A. & HAWKINS, C.P. (1990): Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems.- *Environmental Management* 14: 711-724.
- SEHNAL, F. (1962) Zur Kenntnis von *Parachiona picicornis* Pict. (Trichoptera).- *Acta Soc. ent. Csl., Praha* 59: 142-151.
- SINGH, V.P., SMITH, S.M. & HARRISON, A.D. (1984): Emergence of some caddisflies (Trichoptera) from a wooded stream in southern Ontario.- *Hydrobiologia* 112: 223-232.
- SOMMERHÄUSER, M. (2000): Sommertrockene Fließgewässer im nordrhein-westfälischen Tiefland – Lebensbedingungen und Lebensgemeinschaften.- Gewässer ohne Wasser? Ökologie, Bewertung, Management temporärer Gewässer. NUA Seminarbericht 5: 101-114.
- SOMMERHÄUSER, M., ROBERT, B. & SCHUHMACHER, H. (1997): Flight periods and life strategies of caddisflies in temporary and permanent woodland brooks in the lower rhine area.- *Proc. 8th Int. Symp. Trichoptera*, 1995: 425-433).
- SOMMERHÄUSER, M., ANTUNES, I., BOHLE, H.W., BRUNKE, M., DIEHL, U., DIETERICH, M., ERPELDING, Ä., FIEDLER, A., FOLTYN, S., HECHT, M., KAMPWERTH, U., LORENZ, A., MEYER, E.I., PLOß, E., ROBERT, B., SCHELLENBERG, T., SEUTER, S., ZAH, R. (1998): Terminologische, typologische und biozönotische Konzepte für temporäre Fließgewässer.- *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL)-Tagungsbericht 1997 (Frankfurt/M.)*, 1998: 936-940.
- SVENSSON, B.W. (1972): Flight periods, ovarian maturation, and mating in Trichoptera at a South Swedish stream.- *Oikos* 23: 370-383.
- SWEENEY, B.W. (1993): Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in Eastern North America.- *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 144: 291-340
- THIENEMANN, A. (1910): *Orphnephila testacea* Macq.; Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna hygropetrica.- *Annales de biologie lacustre*, 4: 53-87 + Tafelanhang.
- THIENEMANN, A. (1923): Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen V: Die Trichopterenfauna der Quellen Holsteins.- *Zeitschrift f. wiss. Ins. Biol.* 18: 126-134, 179-186.
- THORUP, J. (1963): Growth and life-cycle of invertebrates from danish springs.- *Hydrobiologia* 22: 55-84.

- TICHY, F. (1951): Die Lahn.- Marburger Geogr. Schriften (Selbstverl. Geogr. Inst. d. Univ.), Bd. 2.
- TIMM, T. (1993): Lebensstrategie und Populationsdynamik von *Nevermannia venum*, einer Kriebelmücke permanenter und periodischer Waldbäche (Diptera, Simuliidae).- Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 120: 289-307.
- TIMM, T. & SOMMERHÄUSER, M. (1994): Beitrag zur Phänologie und Ökologie von *Oligostomis reticulata* (Trichoptera, Phryganeidae), einer seltenen Köcherfliege der Niederrheinischen Sandplatten.- Verh. Westd. Entom. Tag, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1993: 79-85.
- TOBIAS, D. (1986): Die Köcherfliegen des Landes Hessen, Bundesrepublik.- Essen. Ent. Z. 96 (5): 49-64.
- TOBIAS, W. (1967): Zur Schlüpfrythmik von Köcherfliegen (Trichoptera).- Oikos 18: 55-75.
- TOBIAS, W. (1971): Der zeitliche Ablauf des Schlüpfens bei Köcherfliegen (Insecta, Trichoptera).- Natur und Museum 101: 155-166.
- TOBIAS, W. & TOBIAS, D. (1981): Trichoptera Germanica. Bestimmungstabellen für die deutschen Köcherfliegen. Teil 1: Imagines.- Frankfurt: Cour. Forsch. Inst. Senckenb. 49.
- TOLKAMP, H.H. (1982): Microdistribution of macroinvertebrates in a lowland stream.- Hydrobiol. Bull. 16: 133-148.
- UHLMANN, E. (1931): Ein neuer, hochspezialisierte Trichopterenbau mit Zirkulationsschornsteinen.- Zool. Anzeiger, Leipzig 97: 1-12.
- ULFSTRAND, S. (1967): Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae) in Lapland streams.- Oikos 18: 293-310.
- VAN HANDEL, E. (1972): The detection of nectar in mosquitoes.- Mosquito News 32: 458 S.
- VANDERMEER, J.H. (1972): Niche theory. Annual Review of Ecology and Systematics 3: 107-132.
- VANNOTE, R.L. & SWEENEY, B.W. (1980): Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities.- Am. Nat. 115: 667-695.
- VAUGHN, C. (1986): The role of periphyton abundance and quality in the microdistribution of a stream grazer, *Helicopsyche borealis* (Trichoptera, Helicopsychidae).- Freshwat. Biol. 16: 485-493.
- VERDONSCHOT, P.F.M., HIGLER, L.W.G., VAN DER HOEK, W.F. & CUPPEN, J.G.M. (1992): A List of macroinvertebrates in Dutch water types: A first step toward an ecological classification of surface water based on key factors.- Hydrobiol. Bull. 25: 241-259.
- WAGNER, R. (1986): Egg development and life cycle of *Chaetopteryx villosa* (Trichoptera).- Holarctic Ecol. 9: 294-300.
- WAGNER, R. (1990 A): Influence of temperature, photoperiod and nutrition on growth and consumption of *Chaetopteryx villosa* (Trichoptera).- Holarctic Ecol. 13: 247-254.
- WAGNER, R. (1990 B): A laboratory study on the life cycle of *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence), and light dark-dependent food consumption.- Hydrobiologia 208: 201-212.
- WAGNER, R. (1992): Warum ändert sich Größe und Gewicht adulter Trichopteren entlang eines Fließgewässers?.- Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Ent. 8: 320-324.
- WAGNER, R. (2002A): The influence of temperature and food on size and weight of adult *Chaetopteryx villosa* (Fabricius) (Insecta: Trichoptera) along a stream gradient.- Arch. Hydrobiol. 154: 393-411.
- WAGNER, R. (2002B): Zeitliche und räumliche Dynamik der *Wormaldia occipitalis*-Population am Breitenbach (Hessen).- Lauterbornia: 43: 111-119.
- WALLACE, I. D., WALLACE, B. & PHILIPSON, G.N. (1990): A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland.- Sci. Publ. Freshw. Biol. Assoc. 51: 1-237.
- WARINGER, J. & GRAF, W. (1997): Atlas der österreichischen Köcherfliegenlarven: unter Einschluss angrenzender Gebiete.- Facultas-Univ.-Verlag, Wien.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten.- Springer, Wien.
- WICHARD, W. (1971): Köcherfliegen (Trichoptera) der Quellregion im Siebengebirge.- Decheniana 123: 267-270.

- WICHARD, W. (1988): Die Köcherfliegen.- Die neue Brehm Bücherei, 2. erweiterte Aufl., Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- WICHARD, W. & REICHEL, H. (1970): Zur Trichopterenfauna periodischer Gewässer.- Nachrichtenblatt Bayer. Entom. 18: 57-58.
- WICHARD, W., SCHMIDT, H.H. & WAGNER, R. (1993): The semipermeability of pupal cocoon of *Rhyacophila* (Trichoptera: Spicipalpia). - Proc. 7th. Int. Symp. Trichoptera, Ulmea 1992: 25-27.
- WICHARD, W., ARENS, W. & EISENBEIS, G. (1995): Atlas zur Biologie der Wasserinsekten.- G. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- WIDDIG, T. (1994): Der Kenntnisstand und die Gefährdungssituation der Köcher-, Stein- und Eintagsfliegen Hessens (Insecta: Trichoptera, Plecoptera, Ephemeroptera).- Faunistischer Artenschutz in Hessen; Naturschutz-Zentrum Hessen e.V.
- WIGGINS, G.B. (1973): A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools.- Roy. Ont. Mus. Life Sci. Contr. Bryant Press Ltd.: 1-28.
- WIGGINS, G.B. & WICHARD, W. (1989): Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order.- J.N. Am. Benthol. Soc. 8(3), 260-276.
- WILLIAMS, D.D. (1987): The ecology of temporary waters.- Croom Helm, London und Sydney: 206 S.
- WILLIAMS, D.D. (1996): Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna.- Journal Of The North American Benthological Society 15 (4): 634-650.
- WILLIAMS, D.D. & HYNES, H.B.N. (1976): The ecology of temporary streams.- Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 61 (6): 761-787.
- WILLIAMS, D.D. & MOORE, K.A. (1985): The role of epilithon in substrate selection by stream invertebrates.- Arch. Hydrobiol. 105: 105-115.
- ZWICK, P. (1977): Plecopterenemergenz zweier Lunzer Bäche 1972-1974.- Arch. Hydrobiol. 80: 458-505.
- ZWICK, P. (1984): Stability and changes of biomass of emerging insects and their possible causes.- Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 2037-2041.
- ZWICK, P. (1993): Ökologie von Fließgewässern.- Biologie in unserer Zeit 23: 316-321.
- ZWÖLFER, H. (1974): Das Treffpunkt-Prinzip als Kommunikationsstrategie und Isolationsmechanismus bei Bohrfliegen (Diptera: Trypetidae).- Entom. Germ.: 11-20.

Anhang 1

FISCHER, F. (1995): Vergleichende autökologische Untersuchungen zur Habitatspezifität dreier Glossosomatidenarten (Trichoptera, Insecta).- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.

1. S. 40-46: Fischer untersucht die Verteilung der Glossosomatidenarten im Grubenbach unter Verwendung von 9 Eklektoren. Während die Art *Synagapetus iridipennis* im Mündungsbereich 99% der Glossosomatidenemergenz stellt, nimmt ihr Anteil zu den Quellen hin deutlich ab. So beträgt der Anteil im Oberlauf des Michelbacher Arms 53%, im Elnhäuser Arm lediglich 11%. *Synagapetus moselyi* wird im Mündungsbereich mit 1% nachgewiesen, im quellenahen Bereich des „Elnhäuser Arms“ hingegen mit 86%. Die Anteile von *Agapetus fuscipes* steigen ebenfalls zur Quelle hin an, erreichen jedoch noch unterhalb des Hauptvorkommens von *Synagapetus moselyi* mit 84% ihr Maximum. Die Ungleichverteilung wird mit Hilfe eines Chi-Quadrat-Tests ($p < 0,001$) unter Berücksichtigung standardisierter Residuen belegt.
2. S. 56-60: Neben der Beschreibung der längszonalen Verteilung der Arten, werden die Standorte durch Erfassung verschiedener abiotischer Parameter charakterisiert. Zwischen diesen Parametern und der Besiedlungsdichte werden Korrelationen (nach Spearman) berechnet. Auf diese Weise kann *Synagapetus iridipennis* als Art mittlerer Gefällelagen, höherer Strömungsgeschwindigkeiten ($r = 0,37$), hoher Sauerstoffgehalte ($r = 0,30$) und niedriger Wassertemperatur ($r = -0,62$) charakterisiert werden. *Synagapetus moselyi* meidet hingegen Gefälle ($r = -0,42$) sowie hohe Strömungsgeschwindigkeiten ($r = -0,47$), bevorzugt jedoch kühlere Bereiche ($r = -0,52$) sowie Substrate zwischen 1 und 5 cm ($r = 0,43$). Die Art *Agapetus fuscipes* meidet Gefälle ($r = -0,36$), hohe Strömungsgeschwindigkeiten ($r = -0,48$), hohe Sauerstoffgehalte ($r = -0,529$), ist jedoch gegenüber hoher Temperatur tolerant ($r = 0,39$). Die Art bevorzugt Substratgrößen kleiner 1 cm ($r = 0,40$).
3. S. 124-126: Fischer vergleicht Gelege aus unterschiedlichen Gewässerabschnitten des Grubenbaches, die er über Emergenzauswertungen den drei untersuchten Glossosomatidenarten zuordnet. Weder in der Anzahl der Eischichten pro Gelege, der Eizahl pro Schicht, den Steingewichten, den Gelegegewichten noch im Durchmesser der Eier können signifikante Unterschiede festgestellt werden. Die von Fischer ermittelte mittlere Eizahl pro Gelege aus dem Gewässerabschnitt mit Hauptvorkommen von *Agapetus fuscipes* beträgt 19 (SD 7,9), mit Hauptvorkommen von *Synagapetus iridipennis* 22,1 (SD 6,3) sowie mit Hauptvorkommen von *Synagapetus moselyi* 22,4 (SD 9,4).
4. S. 46-52: Die Art *Synagapetus iridipennis* erreicht im Grubenbach das Emergenzmaximum am 14.06.1994. Schlüpfende Tiere können zwischen dem 29.05. und dem 16.07. nachgewiesen werden.
5. S. 46-52: Für die am Grubenbach untersuchten Glossosomatidenarten werden von Fischer mittlere Schlupfmaxima errechnet. Während *Synagapetus iridipennis* ihr mittleres Maximum am 15.06. erreicht (SD 7,86), liegt jenes von *Synagapetus moselyi* am 18.06. (SD 11,74). Die Art *Agapetus fuscipes* erreicht ihr Maximum zeitgleich mit *Synagapetus iridipennis* (SD 8,64). Die durch Vergleich der Schlupfverläufe mittels Kruskal-Wallis-Test festgestellten Unterschiede zwischen den Arten erreichen höchstes Signifikanzniveau. Ein paarweiser Vergleich mittels U-Test nach Mann und Whitney für die beiden *Synagapetus*-Arten zeigt ebenfalls höchst signifikante Unterschiede an.
6. S. 52-55: Für die drei Arten wird das mittlere Schlupfmaximum in Abhängigkeit vom Geschlecht errechnet. Während die Männchen von *Synagapetus iridipennis* im Mittel am 14.06. (SD 16,24) schlüpfen, liegt das mittlere Schlupfdatum für die Weibchen am 18.06. (SD 8,62). Ein paarweiser Vergleich mittels U-Test nach Mann u. Whitney belegt höchst signifikante Unterschiede. Bei *Synagapetus moselyi* sind die Unterschiede noch deutlicher ausgeprägt. Die Männchen erreichen ihr Schlupfmaximum am 16.06. (SD 11,82), die Weibchen am 22.06. (SD 10,24). Bei der Art *Agapetus fuscipes* ist der Trend jedoch gegenläufig. Hier wird ein mittleres Schlupfmaximum der Männchen am 29.06. (SD 14,68), für die Weibchen am 26.06. (SD 10,45) festgestellt. Auch diese Unterschiede werden als höchst signifikant ausgewiesen.
7. S. 69-74: Fischer untersucht die tagesperiodische Schlupfaktivität der Arten. Hierzu werden Schlupfzelte im Gewässer in der Zeit von 08. bis 25.06.1994 aufgestellt und die geschlüpften Imagines stündlich in den Zelten abgesammelt. Sowohl für die Art *Agapetus fuscipes* als auch für beide *Synagapetus*-Arten kann ein tageszeitlich deutlich ausgeprägtes Schlupfmaximum

am frühen Nachmittag festgestellt werden. Bei allen drei Arten schlüpfen die Männchen im Mittel früher als die Weibchen (U-Test nach Mann u. Whitney; *Agapetus fuscipes* ($p < 0,05$), *Synagapetus moselyi* ($p < 0,01$), *Synagapetus iridipennis* ($p = 0,075$)). Wie Laborexperimente für die beiden *Synagapetus*-Arten belegen, wirkt als Stimulus für den Schlupf sowohl die Temperatur als auch das Licht. Durch Hälterung der schlupfreifen Puppen unter Dauerdunkel-Bedingungen bei konstanten Wassertemperaturen kann eine endogene Schlupfrhythmik ausgeschlossen werden.

8. S. 104-108: Fischer untersucht die Bedeutung chemischer Botenstoffe bei der Partnerfindung nach der Methode von Resh et al. (1987). Es kommen Extraktfallen (je 30 Tiere gleicher Art und gleichen Geschlechts in 5 ml Dichlormethan) zum Einsatz. Dabei kann für die Art *Synagapetus iridipennis* eine Bedeutung von Pheromonen bei der Partnerfindung belegt werden. Die Anlockwirkung ist artspezifisch (Chi-Quadrat Test; $p < 0,001$). Für Individuen beider Geschlechter kann eine Lockwirkung nachgewiesen werden, wobei signifikant häufiger Männchen angelockt werden (Chi-Quadrat Test; $p < 0,001$).
9. S. 98-100: Der Beschreibung des Paarungsverhaltens liegt die Beobachtung mehrerer Paarungen beider *Synagapetus*-Arten in der Zeit zwischen dem 22.06. und dem 30.06.1994 zugrunde. Sämtliche beobachteten Paarungen finden zwischen 15:00 Uhr und 16:30 Uhr statt.
10. S. 40-46: Im Untersuchungsjaar 1994 kann Fischer einen maximalen Imaginalschlupf für *Synagapetus iridipennis* von 782 Tieren pro Quadratmeter im Grubenbach feststellen. In den neun verwendeten Eklektoren schlüpfen im Mittel 298 Tiere pro Quadratmeter, wobei in den Eklektoren in Quellnähe deutlich weniger Tiere emergieren. Im Bereich der für die vorliegende Untersuchung ausgewählten Stelle „Grubenbach“ werden im Jahr 1994 400 Tiere pro Quadratmeter in der Emergenz nachgewiesen.

GUNIA, R. (1997): Vergleichende Untersuchungen zur Ernährungsökologie dreier Glossosomatidenarten (Trichoptera) in einem temporären Quellbach.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.

11. S. 55-57: Zur rasterelektronischen Untersuchung wird das Rasterelektronenmikroskop S-530 der Firma Hitachi eingesetzt. Die Fixierung und Trocknung erfolgt nach üblichem Verfahren. Durch Entfernung des Maxillolabiums werden die Mandibeln einer *Synagapetus iridipennis*-Larve freigelegt und dargestellt. Auffällig ist eine fächerartige Struktur, die in einer Vertiefung im inneren Mandibelkorpus inseriert. Die fächerartigen Strukturen weisen in Richtung Mandibelspitze und erreichen etwa zweidrittel ihrer Länge.
12. S. 30-36: Gunia analysiert in den Monaten Januar bis Mai die Darminhalte der Arten *Agapetus fuscipes*, *Synagapetus iridipennis* und *Synagapetus moselyi*. Insgesamt werden 597 Darminhalte nach Konservierung in Ga-Con-Tri und Entfernung der Peritonealmembranen im Hellfeld und Phasenkontrast bei 400-facher Vergrößerung ausgezählt. Es werden die Nahrungsgruppen Blaualgen, Kieselalgen, Grünalgen und Protozoen unterschieden. Den Hauptanteil an der Nahrung bilden bei allen drei Arten die Cyanophyceen. Am geringsten werden während der Untersuchungsdauer die Chlorophyceen konsumiert. Die Nahrungszusammensetzung wechselt im Untersuchungszeitraum signifikant (bei *Agapetus fuscipes* und *Synagapetus moselyi*) bis höchst signifikant (bei *Synagapetus iridipennis*). Hingegen können zwischen den Arten keine signifikanten Unterschiede im Inhalt der Därme nachgewiesen werden (F-Test).
13. S. 20-21, 43-55: Gunia setzt für die Untersuchung der Nahrungsaufnahmestrategie phosphorisierende Leuchtfolien ein, die er auf die Köcher klebt. Durch Blitzlicht wird die Folie zum Leuchten gebracht und die Bewegung der Tiere mit einer Kamera mit dauerhaft geöffnetem Verschluss festgehalten. Bei der Auswertung unterscheidet Gunia in „Aufwuchsbeweidung“, „Ruhephasen“, Köcherbeweidung“ und „Wende-, Pendel- und Fortbewegung“. Gunia kann eine abnehmende Lokomotion bei zunehmender Aufwuchsstärke feststellen. Während zwei Wochen alte Aufwüchse nach 0,2 bis 1,2 Stunden verlassen werden, weiden die beobachteten Larven von *Synagapetus c.f. moselyi* und *Agapetus fuscipes* auf dreiwöchigen Aufwüchsen während der gesamten Beobachtungsdauer (ca. 6 Stunden). Bei Strömungsgeschwindigkeiten zwischen 0,21 und 0,32 m/s nutzen die Larven beider Arten einen großen Teil der Zeit für die Beweidung (57,1-78,9%). Bei Strömungsgeschwindigkeiten von 0,40 m/s sinkt dieser Anteil bei *Synagapetus iridipennis* auf 36,8 bis 52,4%, bei *Synagapetus moselyi* auf 32,3 bis 55,6% und bei *Agapetus fuscipes* gar auf 5,3 bis 25,6%.

14. S 38-43: Gunia verwendet zur Strömungsmessung im Freiland ein Anemometer (siehe Latzel 1984, Anhang 1). Er führt 1661 Einzelmessungen durch und berechnet die Verteilung der Larven über die Strömungsgeschwindigkeitsbereiche mit Hilfe eines Kosinus-Programms. Aufgrund vielgipfliger Verteilungskurven, beschränkt Gunia die Auswertung auf die Interpretation der grafischen Darstellung. Als Grenzwerte der aufgesuchten Strömungsbereiche gibt Gunia für *Synagapetus iridipennis* 0,021-0,501 m/s (90% Strömungsintervall 0,021-0,323 m/s; n=498), für *Synagapetus moselyi* 0,021-0,473 m/s (90% Strömungsintervall 0,021-0,301 m/s; n=454) und für *Agapetus fuscipes* 0,021-0,415 m/s (90% Strömungsintervall 0,021-0,273 m/s; n=544) an.
- HAASE, T. (1998): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Quellen und Quellbächen im Vorland des vorderen Vogelsberges.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
15. S. 36-78: Haase untersucht den Quellbach bei Rauischholzhausen faunistisch. Es werden dazu 4 Emergenzfallen eingesetzt. Der Untersuchungszeitraum erstreckt sich von August 1997 bis Juli 1998. Darüber hinaus findet eine ergänzende Benthosaufsammlung im Mai 1998 statt. Es erfolgt eine Auswertung der Gruppen Plathelminthes, Gastropoda, Crustacea, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera (Psychodidae, Thaumaleidae, Empididae, Dolichopodidae) sowie eine summarische Betrachtung weiterer systematischer Gruppen.
- LATZEL, P. (1984): Hydromechanische Untersuchungen an Insektenlarven.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
16. S. 16-31: Latzel entwickelt für die Strömungsmessung innerhalb der etwa 3 mm dicken Prandtlischen Grenzschicht ein neuartiges Anemometer. Dabei handelt es sich um ein Vertikalturbinenmessrad, mit optoelektronischer Drehzahlmessung. Die Messung der Strömungsgeschwindigkeiten erfolgt nach initiiertem Abdrift der Larven an exakt der Stelle des vorherigen Aufenthaltsortes. Insgesamt werden nach dieser Methode 1787 Larven von *Glossosoma conformis* (n=1260), *Agapetus fuscipes* (n=315) und *Synagapetus iridipennis* (n=212) vermessen. Latzel stellt eine hohe Standardabweichung der Mittelwerte fest. Für *Glossosoma conformis* kann Latzel eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 0,192 m/s ermitteln. Die Strömungsgeschwindigkeit des Angebotes liegt im Mittel bei 0,175 m/s. *Agapetus fuscipes* besiedelt deutlich niedrigere Strömungsgeschwindigkeiten (0,104 m/s, Angebot 0,129). Für *Synagapetus iridipennis* kann Latzel eine etwas höhere besiedelte Strömungsgeschwindigkeit als für *Agapetus fuscipes* feststellen. Sie liegt bei 0,119 m/s (Angebot 0,129 m/s).
- OTTER, H.H. (1989): Larvalentwicklung und Larvalbiologie von Glossosomatiden (Trichoptera) eines kleinen Waldbaches.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.
17. S. 35-37: Otter vermisst zur Bestimmung der Anzahl der Larvenstadien von *Synagapetus iridipennis* 329 Larven, die während des Untersuchungszeitraums von November 1988 bis Juli 1989 am Grubenbach gesammelt werden. Bis zur Vermessung findet eine Aufbewahrung in Formol statt. Vermessen werden die Breite und Länge der Kopfkapseln sowie Körperlänge und Gewicht. Durch Auftragen der Anzahl (n) vermessener Tiere gleicher Größe gegen die Maße „Kopfkapsellänge“ und „breite“ können fünf Larvenstadien abgegrenzt werden. Hingegen kommt es bei Verwendung des Parameters „Trockengewicht“ zu starken Überschneidungen zwischen den Größenklassen.
18. S. 75-76: Otter analysiert täglich die Veränderungen des Aufwuchses auf Steinen. Er stellt dabei fest, dass offenbar zunächst die Diatomeen (dominiert von *Pinnularia spec.*) gefressen werden. Erst dann findet eine Reduktion der Cyanophyceen (*Chamaesiphon spec.*) statt. Otter untersucht den Darminhalt von 16 *Synagapetus*-Larven und bestimmt die Algenfraktionen Diatomeen, Cyanophyceen und Chlorophyceen. Alle drei Fraktionen kann Otter im Darm der Larven nachweisen. Der Anteil an Detritus ist hingegen gering.
19. S. 17-18, S. 54-59: Otter verwendet zur Abschätzung der Substratgrößen einen Zählrahmen, den er in 16 Quadrate gliedert. Er unterscheidet die Fraktionen „Steine bis Grobkies“ (> 20,25 cm²), „Grobkies bis Mittelkies“ (20,25-0,64 cm²), „Mittelkies bis Grobsand“ (0,64-0,01 cm²) sowie Grobsand bis Schluff (< 0,01 cm²). Alle 5 Größenklassen von *Synagapetus iridipennis* er-

reichen maximale Dichten auf den beiden Substrattypen „Steine bis Grobkies“ und „Grobkies bis Mittelkies“. Im Monat April beträgt der Anteil an Individuen, die auf der Fraktion „Steine bis Grobkies“ anzutreffen sind 51,7%.

SCHEIFHACKEN, N. (2000): Untersuchungen zur Autökologie von *Ernodes articularis* (Pictet, 1834) und *Beraea maurus* (Curtis 1834) (Beraeidae, Trichoptera, Insecta) in helokrenen Quellen.- Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Marburg, unveröffentlicht.

20. S. 87: Scheifhacken untersucht die Mikrohabitateinnischung von zwei Beraeidenarten, *Ernodes articularis* und *Beraea maurus*. Hierzu werden vier Helokrenen als Untersuchungsgebiete ausgewählt. Scheifhacken findet in den entnommenen Laub- und Bodenproben regelmäßig Larven unterschiedlicher Größe mit verschlossenen Köchern vor, die die Autorin als „Ruhelarven“ bezeichnet. Während Puppenköcher mit zwei Membranen verschlossen sind, verwenden diese Larven nur eine Membran als Verschluss. Von *Ernodes articularis* sind 9% der Köcher verschlossen, von *Beraea maurus* sind es 6%. Scheifhacken vermutet zunächst, dass es sich dabei um sich häutende Larven handelt und vermisst die Tiere. Eine Unterscheidung unterschiedlicher Larvenstadien ist der Autorin nicht möglich. Ob sich die Larven in einer Dormanzphase befinden, lässt sich aufgrund der Ergebnisse nicht abschließend beantworten.
21. S. 65-70: Die von Scheifhacken untersuchten Quellen werden mit drei bis neun Eklektoren unter Berücksichtigung des Bodenfeuchtegradienten untersucht. Bei *Ernodes articularis* schlüpft der Hauptanteil der Emergenz (>66%) an zwei der vier Quellen binnen einer Woche, an einer anderen Quelle binnen zwei Wochen. Der Gesamtzeitraum der Emergenz beträgt drei bis fünf Wochen. Bei *Beraea maurus* dauert die Hauptschlupfzeit etwa ein bis zwei Wochen länger als bei *Ernodes articularis*.
22. S. 68-69: Scheifhacken berechnet den mittleren Schlupfzeitpunkt der emergierten Männchen sowie jenen der Weibchen der Arten. Bei beiden Arten schlüpfen die Männchen früher als die Weibchen. Während der Unterschied bei *Ernodes articularis* nicht signifikant ist (U-Test; $p=0,096$; n (Männchen) = 970; n (Weibchen) = 566) erreicht der für *Beraea maurus* festgestellte höchstes Signifikanzniveau (U-Test; $p=0,000$; n (Männchen) = 1268; n (Weibchen) = 1082).

Anhang 2

Nr.	TK 1:50 000	Rechtswert	Hochwert	Forstamt	Gewässer b. Ortschaft	Gewässername	Datum der Probenahme	Uhrzeit der Probenahme	Geologie ¹
1	5118	3487	5634	Marburg	Ginseldorf		05.04.2000	12:20	sm/so
2	5318	3486	5618	Kirchhain	Ilshausen	Ilsh	05.04.2000	14:30	.v/ind.
3	5318	3488	5620	Kirchhain	Leidenhofen		05.04.2000	15:20	.v/ind.
4	5318	3492	5624	Kirchhain	Rauischholzhausen	Hundsbach	05.04.2000	16:15	.v/mi
5	5318	3492	5623	Kirchhain	Rauischholzhausen	Mühlgraben	05.04.2000	17:10	.v/ind.
6	5318	3494	5624	Kirchhain	Mardorf		05.04.2000	18:00	.v/mi
7	5318	3476	5616	Wettenberg	Salzböden	Brühlsbach	06.04.2000	11:00	do
8	5316	3476	5617	Wettenberg	Salzböden	Adamsbach	06.04.2000	12:30	do
9	5316	3476	5618	Wettenberg	Salzböden; Schmelzmühle	Münzegraben	06.04.2000	12:10	do
10	5318	3478	5614	Wettenberg	Ruttershausen	Mausbach	06.04.2000	13:20	cd
11	5316	3473	5613	Wettenberg	Krofdorf		06.04.2000	15:00	cd
12	5316	3468	5621	Gladenbach	zw. Rodenhausen u. Oberweidbach		06.04.2000	16:38	dzo
13	5316	3466	5623	Gladenbach	zw. Oberweidbach u. Weidenhsn.	Bachspring	06.04.2000	18:00	cd/do
14	5118	3478	5634	Wetter	Caldern	Grubenbach	07.04.2000	11:00	cd/tg
15	5116	3474	5635	Wetter	Kernbach	Kernbach	07.04.2000	12:00	dm/do
16	5116	3474	5632	Marburg	Dilschhausen	Wältersbach	07.04.2000	13:00	do/cd/tg
17	5116	3471	5632	Dautphetal	Damshausen	Albach	07.04.2000	13:40	do/cd/tg
18	5116	3465	5633	Dautphetal	Mornshausen	Bolzebach	07.04.2000	14:40	cd
19	5116	3459	5636	Dautphetal	Oberdieten		07.04.2000	15:41	do/cd
20	5116	3455	5640	Wittgenstein	Banfe	Gunsegraben	07.04.2000	16:40	de
21	5116	3457	5648	Hilchenbach	Saßmannshsn. / Stünzel		09.04.2000	13:00	do
22	5116	3456	5649	Hilchenbach	Saßmannshsn. / Stünzel: Quellnah		09.04.2000	14:00	do/de
23	4916	3457	5663	Berleburg	Berleburg	Litzige	09.04.2000	14:45	dzo
24	4916	3466	5665	Hilchenbach	nördl. Wunderthausen	Dammbach / Schwarzenau	09.04.2000	16:00	de
25	4916	3469	5661	Hatzfeld	östl. Heidenkopf		09.04.2000	17:00	do
26	4916	3469	5659	Hatzfeld	zw. Dodenau u. Wunderthausen	Hülzenbach	09.04.2000	17:30	do/cd
27	4916	3465	5656	Hilchenbach	südl. Schrade (El- soff)	Schardebach	09.04.2000	18:00	do/cd
28	5116	3468	5648	Hatzfeld	nördl. Sackpfeife	Gönnernbach	09.04.2000	18:40	de/cd/tg
29	4918	3481	5660	Frankenberg	Rodenbach		10.04.2000	11:30	cd/tg

¹ Kodierung „Geologie“ siehe Tabelle 8.

Nr.	TK 1:50 000	Rechtswert	Hochwert	Forstamt	Gewässer b. Ortschaft	Gewässername	Datum der Probenahme	Uhrzeit der Probenahme	Geologie ¹
30	4918	3484	5671	Frankenberg	Dalwigstal (Lichtenfels)	Aar	10.04.2000	12:30	cd/tg
31	4918	3489	5670	Frankenberg	Fürstenberg		10.04.2000	13:10	cd/tg
32	4918	3497	5671	Edertal	Asel	Bärenbach	10.04.2000	14:20	cd/tg
33	4918	3496	5671	Edertal	Asel b. DRK-Station	Hundsbach	10.04.2000	14:50	cd/tg
34	4918	3496	5665	Edertal	Altenlotheim		10.04.2000	15:50	cd/tg
35	4918	3491	5663	Edertal	Viermünden	Wölzebach	10.04.2000	16:30	cd/tg/z
36	4918	3499	5655	Stiftungsforsten Klosterhaina	Klosterhaina	Wohra	10.04.2000	17:45	cd/tg
37	4918	3500	5658	Stiftungsforsten Klosterhaina	Klosterhaina Quellbereich	Geilinger Bach	10.04.2000	18:30	cd/tg
38	5120	3507	5649	Jesberg	Gilserberg	Katzbach	11.04.2000	11:30	cd/tg
39	4920	3509	5654	Jesberg	Jesberg	Tote Graben	11.04.2000	12:30	do/ind.
40	4920	3504	5662	Bad Wildungen	Reinhardshsn.	Lehmbach	11.04.2000	13:30	de
41	4920	3502	5668	Edertal	Gellertshausen	Eschelbach	11.04.2000	14:50	cd/tg/do
42	4920	3513	5669	Bad Wildungen	Wellen		11.04.2000	15:50	sm
43	4920	3512	5665	Bad Wildungen	Mandeln	Mittelscheidsbach	11.04.2000	16:30	sm/su
44	4920	3514	5662	Fritzlar	Kerstenhausen	Stiegelbach	11.04.2000	18:00	sm/su
45	5120	3507	5632	Schweinsberg	Gleimenheim		12.04.2000	12:00	.v/mi
46	5120	3514	5633	Willingshausen	Willingshausen		12.04.2000	13:30	sm/olo
47	5120	3518	5647	Jesberg	Frielendorf		12.04.2000	14:30	olo
48	5120	3513	5650	Jesberg	Schlierbach	Goldbach	12.04.2000	15:30	sm
49	5120	3509	5644	Jesberg	Treysa	Klausengrund	12.04.2000	16:30	su/sm
50	5120	3510	5644	Jesberg	Treysa (quellfern)	Klausengrund	12.04.2000	17:00	su
51	5120	3502	5639	Rauschenberg	Speckswinkel	Hatzbach	12.04.2000	18:20	sm
52	5118	3488	5643	Wetter	Bracht	Helleborn	13.04.2000	11:00	sm
53	5118	3494	5648	Burgwald	Rosenthal		13.04.2000	11:45	sm
54	4918	3494	5654	Burgwald	Oberholzhausen / Mohnhausen	Rossebach	13.04.2000	12:30	su
55	4918	3483	5652	Burgwald	Wiesenfeld	Senkelbach	13.04.2000	14:30	sm
56	5118	3482	5647	Wetter	Münchhausen	Talhausen	13.04.2000	15:30	sm
57	5116	3473	5647	Wetter	Niederasphe	Erlebach	13.04.2000	16:30	cd/tg
58	5116	3464	5642	Biedenkopf	Biedenkopf / Wal-lau	Roßbach	13.04.2000	18:00	do/cd
59	5116	3471	5641	Biedenkopf	Katzenbach	Katzenbach	13.04.2000	18:30	cd/tg
60	5320	3505	5623	Homberg/Ohm	Erbenhausen	Lützelbach	14.04.2000	11:30	.v/ind./sm
61	5320	3509	5620	Homberg/Ohm	Ehringshausen	Mehlbach	14.04.2000	12:30	.v/ind.

¹ Kodierung „Geologie“ siehe Tabelle 8.

<i>Nr.</i>	<i>TK 1:50 000</i>	<i>Rechtswert</i>	<i>Hochwert</i>	<i>Forstamt</i>	<i>Gewässer b. Ortschaft</i>	<i>Gewässername</i>	<i>Datum der Probenahme</i>	<i>Uhrzeit der Probenahme</i>	<i>Geologie¹</i>
62	5320	3509	5617	Homberg/Ohm	Schellinhausen	Elsgraben	14.04.2000	13:00	.v
63	5320	3518	5620	Romrod	Romrod	Krebsbach	14.04.2000	14:30	.v/ind.
64	5320	3518	5608	Grebenhain	Meiches	Wannbach	14.04.2000	16:00	.v
65	5320	3503	5614	Homberg/Ohm	Burg-Gemünden	Ransbach	14.04.2000	17:15	.v/ind.
66	5318	3496	5612	Grünberg	Lumda		14.04.2000	18:15	.v/ind.
67	5318	3488	5611	Wettenberg	Beuren	Krebsbach	14.04.2000	19:00	.v/ind.

¹ Kodierung „Geologie“ siehe Tabelle 8.

Nr.	Uferbewuchs ²	Gehölzart	Austrocknungsfrequenz	Austrocknungsdauer	Austrocknungsintensität	Abundanz (Ind/m ²)	Aga.fus. (%)	Syn.iri. (%)	Syn.mos. (%)	Glo.bol. (%)	Glo.con. (%)	Strömung (m/s)	Breite (cm)	Tiefe (cm)	Steine > 5 (%)	Steine < 5 (%)	sonst. (%)	Höhe (m.ü.N.N.)
1	3	5/6	2	2	2	750	100	0	0	0	0	0,17			20,00	30	50	240
2	2		2	2	2	20	61	11	28	0	0	0,05			20,00	10	70	330
3	1	1	2	2	2	8	0	0	100	0	0	0,09			0,00	10	90	290
4	1	3/4/7	0	0	0	90	100	0	0	0	0	0,12			80,00	20	0	260
5	3	3/8	0	0	0	1000	100	0	0	0	0	0,19			40,00	60	0	290
6	1	1/2/3	2	2	2	90	100	0	0	0	0	0,15			20,00	0	80	260
7	1	1/2	0	0	1	90	15	0	85	0	0	0,10	55	4	0,00	40	60	210
8	1	1/2/7	1	3	2	150	13	61	26	0	0	0,17	90	5	20,00	70	10	210
9	1	2/7	0	0	1	90	11	17	72	0	0	0,21	100	5	0,00	100	0	200
10	3	3/7/8	0	0	1	325	20	15	65	0	0	0,20	140	2	0,00	90	10	190
11	1	1/3/7	2	2	3	150	97	0	3	0	0	0,27	50	3	0,00	90	10	280
12	1	1/2	0	0	1	1000	100	0	0	0	0	0,12	65	1	0,00	70	30	340
13	1	1/2/4	3	2	3	1000	87	13	0	0	0	0,15	120	1,5	10,00	30	60	340
14	1	1/4	1	2	2	1000	34	55	11	0	0	0,12	110	5	50,00	40	10	250
15	3	3/9	0	0	1	325	0	68	32	0	0	0,39	160	5	30,00	20	50	280
16	4	3/8	2	2	2	325	93	0	6	0	0	0,35	150	8	0,00	80	20	300
17	1	1	2	3	3	1000	50	0	50	0	0	0,12	110	5	0,00	80	20	300
18	1	3/4	0	0	1	30	0	29	71	0	0	0,11	90	7	50,00	40	10	350
19	1	1	0	0	2	325	0	73	27	0	0	0,36	50	5	90,00	10	0	430
20	1	9	1	1	1	90	10	67	20	0	0	0,10	60	6	10,00	80	20	500
21	1	3/8	0	0	1	325	8	0	0	20	72	0,23	200	14	85,00	15	0	450
22	4	9	0	0	1	1000	10	0	0	57	33	0,27	90	8	30,00	70	0	500
23	1	9	0	0	1	90	33	0	0	21	46	0,34	50	2	10,00	80	10	520
24	4	8/9	0	0	1	750	0	0	0	41	59	0,15	80	17	70,00	30	0	670
25	1	1/2	3	2	2	750	90	10	0	0	0	0,25	50	1,5	10,00	40	50	500
26	1	4/8	1	3	1	1000	22	53	7	18	0	0,18	120	8	50,00	50	0	450
27	1	5/8/9	1	2	2	90	5	50	45	0	0	0,16	65	4	30,00	60	10	450
28	1	1/8/9	2	2	2	90	76	12	12	0	0	0,09	70	10	20,00	50	30	520
29	1	1/9	2	2	2	20	4	25	71	0	0	0,19	45	2,5	40,00	50	10	390
30	1	9	0	0	1	90	66	15	19	0	0	0,22	70	4	20,00	80	0	350
31	1	1/9	2	2	2	1000	14	43	43	0	0	0,26	80	2,5	20,00	80	0	300
32	1	3	1	1	1	750	28	51	21	0	0	0,51	85	13	100	0	0	260
33	1	3/7	0	0	1	750	23	50	27	0	0	0,07	200	10	60,00	0	40	260
34	1	1	3	2	2	1000	0	0	100	0	0	0,00	70	3	70,00	0	30	450
35	1	3	3	1	1	90	7	10	83	0	0	0,35	90	3	70,00	10	20	350
36	1	4/9	2	1	1	90	7	0	0	21	72	0,20	160	10	70,00	20	10	360

² Kodierung „Uferbewuchs“, „Gehölzart“, „Austrocknungsfrequenz“, „Austrocknungsintensität“ sowie „Austrocknungsdauer“ siehe Tabelle 7.

Nr.	Uferbewuchs ²	Gehölzart	Austrocknungsfrequenz	Austrocknungsdauer	Austrocknungsintensität	Abundanz (Ind/m ²)	Aga.fus.(%)	Syn.iri.(%)	Syn.mos.(%)	Glo.bol.(%)	Glo.con.(%)	Strömung (m/s)	Breite (cm)	Tiefe (cm)	Steine > 5 (%)	Steine < 5 (%)	sonst. (%)	Höhe (m.ü.N.N.)
37	1	9	1	2	2	90	0	22	78	0	0	0,18	70	4	10,00	40	50	470
38	1	1	0	0	1	1000	35	15	50	0	0	0,04	180	2,5	30,00	50	20	300
39	2	1/9/ 10	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,26	70	6	50,00	50	0	320
40	1	1/3/9	3	2	2	150	26	37	37	0	0	0,25	100	2	0,00	70	30	400
41	1	1/9	1	0	1	325	4	41	55	0	0	0,32	60	5	80,00	20	0	380
42	3	1/9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,23	30	3	0,00	0	100	250
43	1	1/9	3	2	2	4	45	20	35	0	0	0,16	60	2	10,00	80	10	240
44	1	1/9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,51	150	10	20,00	10	70	320
45	1	1/4/9	3	3	3	90	0	0	100	0	0	0,09	60	10	50,00	10	40	330
46	1	1/2/9/ 11	1	2	3	1000	4	0	96	0	0	0,19	60	2	10,00	90	0	270
47	2	1/3/7	1	1	1	1000	100	0	0	0	0	0,09	110	4	100,0 0	0	0	230
48	1	1/3/9/ 11	0	0	1	750	100	0	0	0	0	0,19	90	7	40,00	0	60	280
49	1	1/9	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0,04	80	10	20,00	50	30	280
50	3	1/3/9	1	1	2	20	100	0	0	0	0	0,44	60	4	0,00	90	10	240
51	1	9	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0,43	70	6	80,00	20	0	280
52	1	1/9/ 10	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0,18	90	7	0,00	0	100	270
53	1	1/9	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0,24	40	1	0,00	80	20	280
54	3	1/7/ 11	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0,19	60	3	85,00	0	15	320
55	1	1/3/9	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0,31	60	4,5	40,00	0	60	300
56	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,09	70	20	50,00	30	30	280
57	5		2	1	1	8	5	40	55	0	0	0,35	40	10	70,00	30	0	330
58	1	1/2/3/ 11	1	1	2	325	50	31	19	0	0	0,46	130	7	80,00	20	0	350
59	1	1/2	1	1	2	750	3	75	22	0	0	0,06	120	1,5	0,00	30	70	380
60	1	3/9	0	0	0	20	100	0	0	0	0	0,20	90	10	10,00	90	0	260
61	4	3	3	2	2	325	100	0	0	0	0	0,28	90	10	90,00	10	0	270
62	1	3/9	3	2	3	1000	100	0	0	0	0	0,25	100	2	70,00	10	20	290
63	4	3	0	0	1	0	0	0		0	0	0,22	80	5	10,00	90	0	320
64	1	3/9	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0,30	100	10	100,0 0	0	0	510
65	1	3/9	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0,40	200	4	80,00	0	20	210
66	1	1/9	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0,29	80	3	10,00	90	0	300
67	1	3/9/ 12	0	0	1	325	100	0	0	0	0	0,57	250	14	90,00	0	10	250

² Kodierung „Uferbewuchs“, „Gehölzart“, „Austrocknungsfrequenz“, „Austrocknungsintensität“ sowie „Austrocknungsdauer“ siehe Tabelle 7.

Nr.	Temp. Luft (°C)	Temp. Wasser (°C)	Leitf. (µS/cm)	O ₂ (mg/l)	O ₂ (%)	pH	Gesamthärte (°dH)	Calciumgehalt (mg/l)	Eisen (2+, 3+)	Chloridgehalt (mg/l)	P-Phosphat (µg/l)	N-Ammonium (µg/l)	N-Nitrit (µg/l)	N-Nitrat (µg/l)
1		7,4	498	11,3	99	8,2	7	30	0	10	12	5,71	n.n	1428,54
2		7,3	272	10,9	95	7,7	5	12	0	10	23	3,77	n.n	3105,66
3		7	342	11,3	98	7,7	5	36	0	30	23	5,71	n.n	2878,77
4		7,8	337	11,7	103	8,2	5	22	0	9	55,17	7,95	n.n	2282,37
5		8	297	11,9	101	7,7	6	20	0	6	49	4,70	n.n	2385,90
6		7,1	300	11,5	97	7,9	5	22	0	6	35	9,17	n.n	1041,63
7	7,8	4,8	233	12,2	96	7,8	4	22	0	6	12	9,17	n.n	1095,03
8	7,8	5,5	226	11,9	97	7,8	4	22	0	7	12	7,94	n.n	1149,09
9	6,0	5,7	241	12,2	99	7,9	7	22	0	10	12	3,77	n.n	814,74
10	10,3	6,9	301	11,3	95	8	5	20	0	7	5	7,94	n.n	1275,78
11	10,3	8,4	163	10,8	96	7,5	4	8	0	6	12	11,47	n.n	580,44
12	7,0	6,8	122	11,3	94	7,4	2	8	0	6	6	7,14	n.n	687,84
13	7,0	6,9	220	11,4	95,3	7,8	4	26	0	3	26	4,65	n.n	1446,03
14	8,0	4,9	275	13,9	111	7,8	4	20	0	10	6	7,14	n.n	524,22
15	8,6	6,7	459	12,9	106,5	7,8	7	36	0	6	2	7,14	n.n	2763,15
16	10,3	6,9	252	11,6	97,8	7,7	4	34	0	6	7	19,13	n.n	3602,19
17	14,0	7,5	118	11,2	96	7,4	2	14	0	3	7	4,65	n.n	139,08
18	17,0	9,3	260	10,8	96	7,9	5	30	0	5	6	8,51	n.n	259,56
19	13,7	6,6	151	11,4	94,4	7,7	3	22	0	5	6	7,14	n.n	1230,81
20	12,3	6	109	11,4	94	7,4	2	20	0	2	4	7,14	n.n	1024,53
21	11,8	8	102	10,8	94	7,5	2	16	0	7	4	6,98	n.n	1075,23
22	11,4	8,4	134	10,6	94	7,5	2	18	0	10	4	6,98	n.n	1995,00
23	10,4	6,2	90	11,1	95	7,5	3	10	0	3	4	8,08	n.n	598,02
24	10,2	6,8	77,2	10,8	96	6,9	2	10	0	2	4	5,91	n.n	1517,76
25	9,7	7	170	10,7	95	7,7	3	18	0	3	4	6,98	n.n	747,81
26	10,3	6,8	135	11,1	96	7,7	3	24	0	3	7	8,09	n.n	1194,06
27	9,0	6	176	11,3	95	7,7	3	16	0	3	4	6,98	n.n	511,44
28	8,6	6,2	95	11,2	96	7,5	2	16	0	4	4	11,73	n.n	715,35
29	9,2	4,1	125	12,0	96	7,7	2	18	0	5	7	8,09	n.n	842,43
30	11,0	5,6	166	11,4	97	7,7	4	20	0	5	2	6,98	n.n	1959,45
31	11,0	5,2	259	12,0	98	7,9	4	28	0	12	20	11,73	n.n	3356,91
32	12,0	8,4	167	11,4	101	7,6	3	20	0	6	4	9,26	n.n	349,08
33	13,5	8,4	158	11,4	100	7,7	3	14	0	4	6	11,73	n.n	440,58
34	13,4	7,6	144	10,4	91	7,6	3	18	0	5	9	3,93	n.n	349,08
35	13,0	7,9	230	11,2	100	7,8	4	30	0	6	7	8,09	n.n	1230,81
36	10,5	7,6	294	11,3	99	8,1	5	26	0	16	9	11,73	n.n	2635,17
37	9,1	6,4	85	11,3	97	7,4	2	14	0	3	2	9,26	n.n	1337,34
38	9,0	7,4	197	11,3	99	7,8	3	20	0	5	6	4,90	n.n	1424,13

Nr.	Temp. Luft (°C)	Temp. Wasser (°C)	Leitf. (µS/cm)	O ₂ (mg/l)	O ₂ (%)	pH	Gesamthärte (°dH)	Calciumgehalt (mg/l)	Eisen (2+, 3+)	Chloridgehalt (mg/l)	P-Phosphat (µg/l)	N-Ammonium (µg/l)	N-Nitrit (µg/l)	N-Nitrat (µg/l)
39	13,0	8,8	89	10,4	94	6,8	2	10	0	3	6	10,47	n.n	512,46
40	18,0	7,5	272			8	3	20	0	18	4	4,90	n.n	2079,69
41	13,0	8,5	154			7,6	3	20	0	4	71	10,47	n.n	803,07
42	13,5	8,2	332			7,8	5	38	0	10	8	18,73	n.n	739,94
43	11,8	6,1	326			8	5	24	0	10	48	10,47	n.n	1363,71
44	12,8	9,1	197			6,9	3	24	0	9	8	17,24	n.n	1850,07
45	6,1	5,9	457	11,1	94	7,8	8	44	0	7	16	6,98	n.n	527,85
46	9,1	6,9	151	11,1	97	7,1	3	22	0	6	41	5,93	n.n	790,02
47	14,0	9,7	270	10,1	93	7,3	5	40	0	10	53	25,30	n.n	1376,61
48	10,0	8,3	220	10,6	94	6,9	5	30	0,1	7	10	25,30	n.n	1028,79
49	10,6	8,3	102	10,3	92	6,5	3	10	0	7	32	21,37	n.n	575,01
50	7,3	7,4	151	11,5	101	6,8	3	20	0	7	8	27,33	n.n	1276,36
51	7,4	7,3	130	11,2	98	4,8	3	10	0,1	6	6	23,31	n.n	364,05
52	11,2	5,9	118	11,4	95	4,8	2	8	0,2	6	12	19,48	n.n	374,16
53	11,0	6	154	11,3	96	6,5	3	20	0	6	32	12,39	n.n	2154,21
54	9,0	6,6	259	11,4	99	6,9	4	32	0	18	12	27,33	n.n	2390,13
55	13,0	8,2	166	10,4	93	6,2	2	18	0,3	16	8	89,81	n.n	117,66
56	12,0	9,3	107	10,0	92	6	3	12	0	6	14	17,63	n.n	401,34
57	10,0	7,8	122	11,2	99	7,1	3	16	0	3	10	12,39	n.n	639,54
58	11,0	8,3	116	10,7	97	7,2	3	18	0	3	16	9,14	n.n	225,39
59	8,9	7	258	11,1	97	7,9	6	30	0	3	30	14,09	n.n	387,72
60	9,1	8,2	239	11,0	97	7,5	6	30	0	6	21	23,31	n.n	988,86
61	8,8	7,2	287	10,9	94	7,4	6	24	0	21	32	23,31	n.n	574,80
62	9,0	7,2	218	11,2	97	7,5	5	20	0	4	25	10,74	n.n	441,39
63	10,4	8,2	158	11,6	103	7,5	4	14	0	3	8	19,48	n.n	267,90
64	8,3	6,9	78	11,0	94	6,8	2	10	0	3	25	17,89	n.n	373,95
65	12,0	8,5	160	10,6	94	7,2	4	20	0	6	21	13,86	n.n	607,14
66	9,8	7,1	122	10,9	93	6,5	3	8	0	6	32	3,24	n.n	687,42
67	8,1	8,5	420	11,0	97	7,8	8	22	0	10	30	5,93	n.n	2282,37

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Hans Wilhelm Bohle danke ich für die Überlassung des Themas, die Betreuung dieser Arbeit, seine stetige Gesprächs- und Hilfsbereitschaft, die Aufnahme in die Arbeitsgruppe als wissenschaftlicher Mitarbeiter und für sein Vertrauen.

Danken möchte ich der gesamten AG Tierökologie für die vielen Diskussionen und Anregungen.

Meinen Kolleginnen und Kollegen im Referat 13 des Bayerischen Landsamtes für Wasserwirtschaft danke ich für das Entgegenkommen während der langen Endphase dieser Arbeit.

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Peter Zwick und Herrn Prof. Dr. Jörg Ganzhorn für die Verfassung der gutachterlichen Stellungnahmen und die Diskussionsbeiträge.

Herrn Dr. Georg Becker möchte ich für die Anregungen zu den Tonkachelexperimenten sowie für zahlreiche Literaturhinweise danken. Frau Lucy Lenartz danke ich für die Durchführung der wasserchemischen Analysen, Herrn Patrick Dohm für die fotografische Dokumentation. Herrn Dr. Peter Martin gilt mein Dank für die Bestimmung der Milben sowie für wertvolle Literaturhinweise. Für den unermüdlichen Einsatz bei der Überprüfung der statistischen Auswertung danke ich Herrn Dr. Gerhard Welzl.

Frau Ulrike Seiberth gilt mein Dank für die sprachliche Überarbeitung des Manuskripts. Frau Ilona Schlösser danke für die Erstellung „unerstellbarer“ Grafiken.

Jana, Mathias, Armin, Knut, Andreas und viele Andere brachten sich in unterschiedlichster Form bei der Bearbeitung des Themas ein. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Für die Förderung durch den Stifterverband der Deutschen Wissenschaft bin ich zu Dank verpflichtet.

Mein ganz besonderer Dank jedoch gilt Karin.

